

THÈSES
PRÉSENTÉES
A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS
POUR OBTENIR
LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES
PAR
Georges CARLIER

1^{re} THÈSE. — “ L'ÉMISSION DE GAZ CARBONIQUE PAR LES
FEUILLES SUR PIED : ÉTUDE CRITIQUE ET EFFETS
DES VARIATIONS DE L'ÉTAT HYDRIQUE ET DE LA
SÉPARATION ”.

2^e THÈSE. -- PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.
“ ACQUISITIONS RÉCENTES SUR L'AMYLOGÉNÈSE ET
L'AMYLOLYSE CHEZ LES PLANTES SUPÉRIEURES ”.

Soutenues le **1964** devant la Commission d'examen.

MM. CHOUARD..... *Président.*
ULRICH..... { *Examineurs.*
LEMÉE..... }

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

—
1964

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Georges CARLIER

1^{re} THÈSE. — “ L'ÉMISSION DE GAZ CARBONIQUE PAR LES
FEUILLES SUR PIED : ÉTUDE CRITIQUE ET EFFETS
DES VARIATIONS DE L'ÉTAT HYDRIQUE ET DE LA
SÉPARATION ”.

2^e THÈSE. -- PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.
“ ACQUISITIONS RÉCENTES SUR L'AMYLOGÉNÈSE ET
L'AMYLOLYSE CHEZ LES PLANTES SUPÉRIEURES ”.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. CHOUARD..... *Président.*

ULRICH.....
LEMÉE.....

} *Examineurs.*

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

—
1964



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. ZAMANSKY

Professeurs :

G. JULIA	T	Anal. sup. et alg. sup.	NORMANT ...	T	Synthèse organique gén.
PRENANT	T	Anat. et histol. comparées.	BENARD	T	Chimie minérale.
GRASSÉ.	T	Evol. des êtres organisés.	BUVAT	T	Botanique (E.N.S.)
PRÉVOST	T	Chimie organique.	DUGUÉ	T	Statist. mathématiques.
WYART	T	Minéralogie et cristallogr.	SOULAIRAC ..	T	Psychophysiologie.
TEISSIER....	T	Zoologie.	ULRICH	T	Physiol. végét.
MANGENOT....	T	Biologie vég. (Orsay).	MARÉCHAL....	T	Optique théor. et appl.
AUGER	T	Phys. quant. et relativité.	KIRRMANN ..	T	Théories chimiques.
MONNIER	T	Physiol. générale.	CHADEFAUD ..	T	Botanique.
PIVETEAU	T	Paléontologie.	M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie de la nutrit.
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).	LELONG.....	T	Applic. de l'analyse à la géométrie.
CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).	DEVILLERS ..	T	Anatom. et histol. comp.
LAFFITTE	T	Chimie générale	EHRESMANN ..	T	Topologie algébrique.
FAVARD.....	T	Géométrie supérieure.	FRANÇON.....	T	Physique (S.P.C.N.).
COULOMB	T	Physique du Globe.	GLANGEAUD ..	T	Géogr. phys. et géol. dyn.
M ^{lle} COUSIN ..	T	Biolog. animale (S.P.C.N.)	GODEMENT ..	T	Mathématiques (M.P.C.).
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.	PISOT	T	Tech. mathém. de la phys.
DRACH	T	Zoologie.	ROCH.	T	Géologie.
KASTLER	T	Physique (E.N.S.).	SCHATZMAN....	T	Astrophysique.
EPHROSSI	T	Génétique.	TERMIER.....	T	Paléontol. stratigraph.
RIVIÈRE.....	T	Géologie SPCN et sédim.	ZAMANSKY....	T	Mathémat. générales.
GAUTHERET....	T	Biologie végétale (P.C.B.).	LENNUIER	T	Physique (M.G.P.).
R. LUCAS	T	Recherches physiques.	RIZET	T	Génétique (Orsay).
A. THOMAS ...	T	Biologie cellulaire.	ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
ARNULF	T	Optique appliquée.	M ^{me} TONNELAT	T	Physique théorique.
MORAND	T	Physique enseignement	DIXMIER	T	Mathématiques (M.P.C.).
SOLEILLET	T	Physique (P.C.B.).	SOUCHAY	T	Chimie générale.
FORTIER	T	Mécan. expér. des fluides.	AIGRAIN.....	T	Electrotech. générale.
PETIT	T	Biologie maritime.	BRUSSET	T	Chimie systématique.
QUENEY	T	Météorol. et dyn. atmosph.	M. LÉVY	T	Physique théorique des Hautes Energies (Orsay)
GALLIEN	T	Embryologie.	M ^{me} CHAIX....	T	Chimie biologique.
EICHORN	T	Botanique.	M ^{me} HUREL-PY	T	Biologie végétale (P.C.B.).
DE CUGNAC ...	T	Biologie végét. (S.P.C.N.).	PIAUX	T	Chimie (M.P.C.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.	BRUN.	T	Mécan. théor. des fluides.
THELLIER	T	Physique du globe.	LEDERER	T	Chimie biologique.
L'HERITIER....	T	Biolog. gén. (Orsay.)	M ^{me} DUBREIL ..	T	Mathémat. (Agré.).
GRIVET	T	Radioélectricité (Orsay).	M ^{me} LELONG ..	T	Mathémat. (E.N.S.).
PONCIN	T	Mécanique générale.	BELLAIR	T	Géologie (S.P.C.N.).
DUBREIL.....	T	Arith. et théor. des nombr.	COTTE	T	Physique électricité.
QUELET	T	Chimie organique.	J. E. DUBOIS	T	Chimie organique.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.	LAMOTTE	T	Zoologie (E.N.S.).
CHAMPETIER ..	T	Chimie macromoléculaire.	A. MICHEL....	T	Chimie minérale (Orsay).
CUVILLIER	T	Micropaléontologie.	OLMER	T	Energétique générale.
JUNG	T	Pétrographie.	ROUAULT	T	Electricité (Orsay)
TRILLAT	T	Microscop. et diff. électr.	GAUTHIER....	T	Mécanique appliquée.
WIEMANN	T	Chimie organ. et struct.	BARCHEWITZ..	T	Chimie physique.
JACQUINOT ...	T	Spectroscopie et physique céleste (Orsay).	BROSSEL	T	Physique atomique
VASSY	T	Phys. de l'atmosphère.	BUSER	T	Physiologie comparée.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.	CAMUS.....	T	Physiol. végét. (BMPV).
AMIEL	T	Chimie générale.	CASTAING....	T	Physique (Orsay).
HOCART	T	Minéralogie et cristallogr.	CURIEN	T	Minéral. et cristall.
J.-P. MATHIEU	T	Physique (optique).	MOYSE	T	Physiol. végét. (Orsay).
COUTEAUX	T	Biolog. animale (P.C.B.).	NOÏROT	T	Evol. des êtres organisés.
MAY	T	Zoologie (Orsay).	PANNETIER....	T	Chimie générale (Orsay).
CHOQUET	T	Théor. des fonct. et topol.	POSSOMPE ..	T	Zoologie.
FELDMANN ...	T	Biologie végét. marine (P.C.B.).	PULLMANN ...	T	Chimie théorique.
GUINIER	T	Phys. des solides (Orsay)	TEILLAC	T	Phys. nucl. et rad. activit.
JOST	T	Physiologie comparée.	TONNELAT ...	T	Biologie physico chim.
FORTET	T	Calcul des probabilités et physique mathémat.	VILLE	T	Econométrie.
SCHWARTZ....	T	Calcul. diff. et intégral.	WILLEMART....	T	Chimie (P.C.B.).
CHOUARD	T	Physiologie végétale.	DODE	T	Chimie (Orsay).
MALAVARD ...	T	Aviation (Tech. aéronaut.)	FREYMANN	T	Recherches physiques.
BRELOT	T	Calcul différentiel et intégr.	GUINOCHET ..	T	Biolog. vég. SPCN (Orsay).
			ROLLET.....	T	Chimie (P.C.B.).

Mlle JOSIEN...	T	Chimie (S.P.C.N.).	J. JULIEN...	Chimie S.P.C.N. (Orsay).
CHEVALLEY...	T	Géom. alg. et théor. d. gr.	MALGRANGE...	T Tech. math. de la physiq.
ARNOULT...	T	Electronique (Orsay).	OLIVIER...	Anthropologie.
CHAPELLE...	T	Physique (Orsay).	NOZERAN...	T Botanique II (Orsay).
DELANGE...	T	Mathémat. (Orsay).	BLANC-	
DENY...	T	Mathémat. gén. (Orsay).	LAPIERRE...	T Physique E.N.S. (Orsay).
GERMAIN...	T	Mécan. théor. des fluides.	CHEVAUGEON...	T Botanique (Orsay).
G. LUCAS...	T	Géologie.	KAHANE...	T Mathématiques (Orsay).
ALLARD...	T	Chimie physique.	SAMUEL...	T Mathémat. (E.N.S. fém.).
BERTHELOT...	T	Phys. fondam. des htes énergies (Orsay).	KOURGANOFF...	T Astronomie (Orsay).
BRICARD...	T	Météorologie et phys. de l'atmosphère.	THIERY...	T Mécanique céleste.
M ^{me} ALBE-			ABELES...	Physique SPCN.
FESSARD...	T	Psychophysiology.	AMAT...	T Physique P.C.B.
FRIEDEL...	T	Phys. des solides (Orsay).	AUBOIN...	Géologie.
M. JULIA...	T	Etudes des molécules natur. complexes.	M ^{me} BENOIT-	
LENDER...	T	Biol. animale (SPCN) (Ors.)	GUEUTAL...	T Physique Nucl. et radio-
MAGAT...		Physico-chimie des radio-		activité.
		éléments.	BOUGIS...	Biologie marine (Villefran-
Mlle QUINTIN	T	Electrochimie.		che-sur-Mer.
MONOD...	T	Chimie du métabolisme.	BRUHAT...	T Mathématiques M.P.C.
BENOIT...	T	Physiol. anim. (Orsay).	BRUNN...	T Géologie historique (Orsay)
DE POSSEL...	T	Analyse numérique.	CHABBAL...	T Physique M.G.P. (Orsay).
CHARLOT...	T	Chimie analytique.	DEHEUVELS...	T Mathématique Propé (Ors.).
LEMÉE...	T	Ecologie vég. (Orsay).	D'ESPAGNAT...	T Phys. théorique (Orsay).
GUÉRIN...	T	Chimie M.P.C. (Orsay).	FURON...	T Géologie S.P.C.N.
M. CHATELET...	T	Chimie (P.C.B.).	M ^{me} GANS...	T Génétique
JEAN...	T	Physique nuclé. (Orsay).	GENEVES...	Biologie végétale P.C.B.
MATTLER...	T	Physique S.P.C.N.	GUILBERT...	Physique (CUS Orléans).
BERGERARD...	T	Zoologie (Orsay).	HUPE...	T Pétrographie.
BERTEIN...	T	Electronique (Orsay).	HOLLANDE...	T Biologie générale.
BOUSSIÈRES...	T	Radiochimie.	LIONS...	T Analyse numérique.
M ^{me} COUTURE...	T	Therm. et mécan. phys.	MAITTE...	T Chimie P.C.B.
ELLENBERGER...	T	Géologie appliq. s. le terr.	MEYER...	Physique propédeutique.
FRANC...	T	Biol. animale (P.C.B.).	NICOLAS...	Géologie appliquée.
SCHNELL...	T	Botan. tropicale (Orsay).	PANIGEL...	Biologie générale.
STOLKOWSKI...	T	Physiologie végétale.	RAVIER...	Pétrographie.
ACHER...	T	Chimie biol. (Orsay).	ROSEAU...	T Mécanique théor. des fluid.
BAUDOIN...	T	Biologie animale P.C.B.	ROUBINE...	T Electronique.
BEAUMONT...	T	Biologie animale S.P.C.N.	SILBER...	T Chimie P.C.B.
BLAMONT...	T	Géophysique ionosphère.	UEBERSFELD...	T Electronique.
BOURREAU...	T	Botanique.	YVON...	T Théories physiques.
D. CURIE...	T	Physique (M.G.P.).	HERVÉ...	T Mathématiques.
DURAND-DELGAT	T	Géologie.	NÉRON...	T Mathém. M.P.C. (Orsay).
FRÉON...	T	Chimie organ. (Orsay).	Mme PECKER-	
HELLER...	T	Physiologie végétale.	WIMEL...	T Astrophysique.
TORTRAT...	T	Calcul des probabilités.	BALKANSKY...	T Physique M.P.C.
CAILLEUX...	T	Géologie (S.P.C.N.).	LE CORRE...	T Electricité.
MAGNAN...	T	Physique (S.P.C.N.).	DELCROIX...	T Physique théor. (Orsay).
DAUDEL...	T	Mécan. ondul. appliquée à la chim. théor. et à la phys. nucléaire.	GOURDIN...	Phys. théor. des Hautes-Énergies (Orsay).
		Biol. végét. (S.P.C.N.).	LEHMANN...	T Phys. Exp. des Hautes Énergies (Orsay).
Mlle FOURCROY			NATAF...	T Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
M ^{me} CHOQUET-			ECHALIER...	Biologie animale P.C.B.
BRUHAT...	T	Mécan. anal. et mécan. cél.	BARRAUD...	Physiologie cellulaire.
Mlle VEIL...	T	Physiologie générale.	LIORET...	Physiologie végét. Orsay
LWOFF...	T	Microbiologie.	DARS...	Géologie struc. et géol. appliquée.
SIESTRUNCK...	T	Mécan. phys. et expérim.	CAMEFORT...	T Botanique (agrégation).
LACOMBE...	T	Métall. des métaux nuclé.	VICHNIEWSKY...	T Mécanique industrielle.
BROCHARD...	T	Physique P.C.B. (Orsay).	BLAQUIÈRE...	Electronique (Orsay).
CABANNES...	T	Mécanique générale.	ARNOUS...	T Physique théorique.
LESIEUR...	T	Mathém. I. (Orsay).	TATIBOUET...	Chimie (C.S.U. Orléans).
MAZET...	T	Mécaniq. générale (Orsay).	MALLIAVIN...	T Mathématique propé Ors.
CAIRE...		Géographie phys. et géol. dynamique.	GAUDEMAR...	Chimie Propéd.
COMOLET...	T	Mécanique des fluides.	PEREZ Y JORBA	Phys. Exp. des Hautes Énergies
CORABŒUF...	T	Physiologie animale.	DAVID...	T Chimie (Agrg. Orsay).
DELLOUE...		Physique de l'exosphère.	BROUSSE...	T Mécanique théorique.
GORENFLOT...		Botanique II (Orsay).	RORSCH...	T Astronomie.
HOULLON...		Biologie animale P.C.B.		

Secrétaire général R. POULLAIN

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	7
 CHAPITRE PREMIER. — DESCRIPTION DU MATÉRIEL ET DES TECHNIQUES.	
I. — REVUE BIBLIOGRAPHIQUE	10
II. — DESCRIPTION DU DISPOSITIF UTILISÉ POUR LES MESURES RESPIRATOIRES	12
III. — TECHNIQUE ET PRÉCISION DES MESURES D'INTENSITÉ RESPIRATOIRE	17
IV. — AUTRES TECHNIQUES	19
 CHAPITRE II. — ÉTUDE DE L'ÉMISSION DE GAZ CARBONIQUE PAR LES FEUILLES SUR PIED A LA SUITE DE LEUR MISE EN CHAMBRE RESPIRATOIRE	
REVUE BIBLIOGRAPHIQUE	24
I. — EFFETS DE LA DURÉE DE L'ÉCLAIREMENT PRÉALABLE SUR L'IR DES FEUILLES DE <i>P. ZONALE</i>	26
II. — EFFETS DE LA DURÉE DE L'ÉCLAIREMENT PRÉALABLE SUR L'IR DES FEUILLES DE DIVERSES ESPÈCES	35
III. — ÉTUDE DE L'INFLUENCE DE QUELQUES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES	38
IV. — CONCLUSIONS	45
 CHAPITRE III. — ÉTUDE DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES FEUILLES SUR PIED EN RELATION AVEC L'HUMIDITÉ DU SOL	
I. — INTRODUCTION	47
II. — REVUE BIBLIOGRAPHIQUE	48
III. — RECHERCHE DES CONDITIONS DE MESURE DE L'IR REPÈRE, CHEZ LES FEUILLES PORTÉES PAR DES PIEDS SOUMIS A LA SÉCHERESSE	51
IV. — VARIATIONS DE L'IR DES FEUILLES DE <i>P. ZONALE</i> AU COURS DES VARIATIONS DE L'HUMIDITÉ DU SOL	54
V. — VARIATIONS DE L'IR DES FEUILLES DE <i>P. ZONALE</i> SOUMISES A DES PERTES D'EAU RAPIDES	63
VI. — DOSAGES DE GLUCIDES DANS LES FEUILLES DE <i>P. ZONALE</i> AU COURS DU DESSÈCHEMENT DU SOL	67
VII. — CONCLUSIONS	70

CHAPITRE IV. — RELATIONS ENTRE LA TENEUR EN GLUCIDES ET L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE

I. — REVUE BIBLIOGRAPHIQUE	71
II. — EXPÉRIENCE DE FOURNITURE DE GLUCOSE A DES FEUILLES DE <i>P. ZONALE</i>	72
III. — DOSAGES DE GLUCIDES DANS LES FEUILLES ATTACHÉES	74
IV. — COMPARAISON DES FEUILLES ATTACHÉES ET DÉTACHÉES, A L'OBSCURITÉ.	80
V. — CONCLUSION	86

CHAPITRE V. — MODIFICATIONS DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE CONSÉCUTIVES A LA SECTION DU PÉTIOLE

I. — MODIFICATIONS DE L'IR SUIVANT A BREF DÉLAI LA SECTION DU PÉTIOLE AVEC FOURNITURE D'EAU ...	87
II. — EXPÉRIENCES SUR DES FEUILLES DÉTACHÉES ..	98
III. — L'ABSORPTION DE LIQUIDE PAR LES FEUILLES ..	102
IV. — DISCUSSION	103

CHAPITRE VI. — L'ÉVOLUTION DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES FEUILLES DÉTACHÉES AU COURS DE LEUR SURVIE, COMPARÉE A CELLE DES FEUILLES ATTACHÉES

I. — REVUE BIBLIOGRAPHIQUE.....	106
II. — ÉVOLUTION DE L'IR DES FEUILLES DÉTACHÉES RÉGULIÈREMENT ÉCLAIRÉES ET ALIMENTÉES EN SOLUTION NUTRITIVE	108
III. — ÉVOLUTION RESPIRATOIRE DES FEUILLES DÉTACHÉES, CONSERVÉES A L'OBSCURITÉ AVEC OU SANS FOURNITURE D'EAU, COMPARÉE A CELLE DES FEUILLES ATTACHÉES	111
IV. — DISCUSSION	114

CHAPITRE VII. — VUE D'ENSEMBLE SUR LES RÉSULTATS

I. — VARIATIONS DE L'ÉMISSION DE CO_2 A LA SUITE DU PASSAGE DE LA LUMIÈRE A L'OBSCURITÉ.....	119
II. — INTENSITÉ RESPIRATOIRE ET VARIATIONS DE L'ÉTAT HYDRIQUE	123
III. — LES PHÉNOMÈNES RESPIRATOIRES DE LA SÈNESENCE	124
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	125

L'ÉMISSION DE GAZ CARBONIQUE PAR LES FEUILLES SUR PIED :

Étude critique et effets des variations
de l'état hydrique et de la séparation.

INTRODUCTION

Les échanges gazeux respiratoires des organes végétaux sont très souvent mesurés sur des organes détachés ou des fragments d'organes. Or on bénéficie de conditions de travail plus satisfaisantes, et l'on obtient des indications supplémentaires, en effectuant ces mesures sur des organes en place sur la plante. En effet, lorsqu'on détache une feuille, on perturbe irréversiblement son comportement physiologique. En opérant sur des feuilles attachées on élimine cette sorte de perturbations dont l'importance reste inconnue tant qu'on utilise des feuilles détachées.

De plus, si l'on est capable de mesurer les échanges gazeux d'une feuille attachée, il est possible de la détacher et de poursuivre les mesures : on a ainsi le moyen de mettre en évidence les conséquences de la séparation. Le cas échéant on pourra ainsi apprécier le délai durant lequel, dans les conditions de l'expérience, la perturbation provoquée est négligeable.

Enfin, détacher une feuille équivaut à la détruire à plus ou moins longue échéance ; les mesures faites sur les organes attachés sont au contraire non destructrices. Par conséquent, il est possible d'étudier l'influence d'un facteur externe sur la respiration, en utilisant une seule et même feuille attachée, successivement soumise aux différentes valeurs de ce facteur, et aussi de suivre l'évolution de l'intensité respiratoire, au cours de la croissance et du développement d'une feuille unique. Cela entraîne deux grands avantages supplémentaires.

Le premier est de supprimer l'échantillonnage nécessaire à la constitution de lots de feuilles comparables entre eux, une feuille étant, moyennant certaines conditions, plus comparable à elle-même qu'aucune autre feuille. Le deuxième est justement d'éviter

d'utiliser à la fois plusieurs organes dont l'évolution peut être plus ou moins décalée dans le temps : l'évolution des échanges gazeux de l'ensemble du lot risque alors de traduire assez mal celle de chacun de ses composants.

Telles sont, semble-t-il, les raisons de principe, pour lesquelles M. le Professeur ULRICH nous a proposé d'adapter aux feuilles la technique de mesure de l'intensité respiratoire mise au point, pour les fruits en place, par lui-même et l'un de ses collaborateurs (LEBLOND, 1956 ; LEBLOND et ULRICH, 1957 ; LEBLOND, 1958).

Ce travail d'adaptation a consisté d'abord dans la réalisation d'un dispositif expérimental conçu pour les feuilles et dans la mise au point d'une technique d'emploi de ce dispositif (chap. I), puis dans l'étude critique des courbes d'émission de gaz carbonique par les feuilles placées dans les chambres respiratoires obscures ; on a ainsi déterminé les conditions les plus favorables à l'obtention de mesures comparables (chap. II). Les observations faites au cours de cette étude ont conduit à rechercher le rôle des variations des teneurs en glucides dans l'évolution de l'émission de CO_2 par les feuilles à l'obscurité (chap. IV).

La technique de mesure de l'émission de CO_2 par les feuilles attachées a alors été appliquée à deux séries de problèmes : l'influence du dessèchement et de la réhydratation du sol sur l'intensité respiratoire des feuilles (chap. III), et les modifications respiratoires provoquées par la section du pétiole : celles qui suivent dans un délai de quelques minutes à quelques heures la section accompagnée de fourniture d'eau (chap. V) et celles qui s'étendent sur toute la durée de la survie des feuilles, soit éclairées régulièrement, soit maintenues à l'obscurité avec ou sans fourniture d'eau (chap. VI).

Cette étude n'a été possible que grâce à l'emploi d'un appareil analyseur de gaz carbonique dont la sensibilité est suffisante pour mesurer les variations de concentration de ce gaz dans un courant d'air continu balayant une chambre respiratoire contenant une seule feuille : c'est l'appareil analyseur par absorption de rayonnement infra-rouge type ONERA 80. C'est donc l'émission de gaz carbonique par les feuilles qui a été, tout au long de ce travail, prise pour expression de leur intensité respiratoire : c'était la seule façon de procéder, en l'absence d'analyseur d'oxygène de sensibilité adéquate.

Avant l'exposé de mon travail je désire exprimer ma reconnaissance à tous ceux qui m'ont dirigé, encouragé, aidé, et d'abord saluer respectueusement la mémoire de M. le Professeur COMBES, dont le soutien et l'intérêt ne m'ont jamais fait défaut. Je remercie tout particulièrement mon maître, M. le Professeur ULRICH, qui m'a accueilli dans son laboratoire, sur la recommandation de M. le

Professeur EICHHORN, et a dirigé mes recherches, ainsi que MM. les Professeurs CHOUARD et LEMÉE, qui ont bien voulu faire partie de mon jury de thèse, examiner mon manuscrit et me faire d'utiles suggestions pour sa rédaction. J'ai trouvé aux Laboratoires du C.N.R.S. à Bellevue toutes sortes de facilités matérielles, pour lesquelles je remercie MM. les Directeurs Généraux, ainsi que M. MARCELLIN, Sous-Directeur du Laboratoire de Biologie végétale. Mon travail a encore été facilité grâce à l'aide de beaucoup de membres de ce laboratoire, parmi lesquels je dois remercier particulièrement M. LEBLOND, ingénieur au C.N.R.S., Mme DAUBINET et M. COQUELET.

CHAPITRE PREMIER

DESCRIPTION DU MATÉRIEL ET DES TECHNIQUES

I. — REVUE BIBLIOGRAPHIQUE CONCERNANT DES RÉALISATIONS TECHNIQUES POUR LA MESURE DES ÉCHANGES GAZEUX RESPIRATOIRES D'ORGANES EN PLACE.

En principe la mesure des échanges gazeux des organes attachés se fait de la même manière que celle des organes détachés : l'organe (ou la plante entière) est introduit dans une enceinte dont l'atmosphère est renouvelée en circuit ouvert ou fermé : des dispositifs adéquats permettent de déterminer les quantités de gaz dégagées ou absorbées.

Sur ce principe divers dispositifs ont été conçus, pour des études soit écologiques soit physiologiques.

Les écologistes désirent en général connaître, au cours des cycles journaliers ou saisonniers de variations des conditions naturelles, l'évolution des échanges gazeux globaux (la photosynthèse apparente le jour, la respiration la nuit). Ils utilisent des enceintes obligatoirement transparentes, adaptées soit à une seule feuille (BOSIAN, 1960 ; ROMASHKO, 1960 ; BATIUK et al., 1959 *a* ; POCHINOK, 1959), soit à un rameau (BOURDEAU, 1962), à la partie aérienne entière (MURATA et IYAMA, 1960) ou même à toute une surface cultivée (MUSGRAVE et MOSS, 1961). Dans ces enceintes on s'efforce de maintenir des conditions physiques semblables à celles du milieu ambiant grâce à un renouvellement accéléré de l'atmosphère (BOURDEAU, 1962) ou à des dispositifs plus élaborés (BOSIAN, 1960) ; on peut encore signaler la chambre à fermeture automatique de LANGE (1962) dans laquelle la feuille n'est enfermée que pour de très courtes périodes de mesure, et la plaque d'aspiration de KOCH (1957) qui permet de recueillir l'air au contact d'une feuille. Sauf exception (MUSGRAVE et MOSS, 1961) l'air circule en circuit ouvert. Les échanges gazeux sont mesurés habituellement au moyen d'un analyseur de gaz carbonique par absorption d'infra-rouge (que nous désignerons dans la suite sous le nom « d'analyseur d'infra-rouge ») mais aussi par conductimétrie (BATYUK et coll., 1959 *a* ; STOCKER et VIEWEG, 1960),

alcalimétrie (POCHINOK, 1959) ou colorimétrie (ČATSKÝ et SLAVIK, 1960).

Les physiologistes désirent opérer dans des conditions (température ; composition, humidité et débit de l'air) déterminées et constantes. Les essais ont souvent lieu au laboratoire.

Dans les réalisations anciennes les quantités de gaz carbonique étaient déterminées par alcalimétrie (ARNEY, 1947) ou conductimétrie (SCHNEIDER et CHILDERS, 1941), mais dans les travaux récents l'utilisation de l'analyseur infra-rouge est générale.

Les principales variantes concernant le type de renouvellement de l'air (circuit ouvert ou fermé) et le mode de régulation de la température et de l'humidité.

Dans les dispositifs à circulation de l'air en circuit fermé l'intensité respiratoire est mesurée par la vitesse de l'augmentation de concentration en gaz carbonique. Ainsi BRIX (1962) détermine l'intensité respiratoire de plantes entières en mesurant le temps nécessaire pour faire passer la concentration de CO_2 de 270 à 330 ppm. DECKER (1955, 1957) et DECKER et WIEN (1958) opèrent de même sur des feuilles en évaluant la pente de la courbe enregistrée. Il n'est pas nécessaire de connaître le débit de l'air mais le volume total du dispositif doit être connu, et toute fuite proscrire. Le système ne convient que pour des mesures de courte durée, à moins de réajuster périodiquement la composition de l'atmosphère.

Dans les dispositifs à circulation de l'air en circuit ouvert, on mesure la concentration en CO_2 de l'air sortant de la chambre expérimentale, et on en soustrait la concentration en gaz carbonique de l'air initial, qu'il faut donc analyser périodiquement ; la permutation des circuits d'air se fait en général automatiquement au moyen de vannes électromagnétiques. Les chambres expérimentales sont conçues pour s'adapter à une seule feuille (BARNER, 1955 ; HUBER et RUSCH, 1961) ou à la partie aérienne entière, ou même à plusieurs plantes (UPCHURCH et al., 1961 ; VAN OORSCHOT et BELKSMA, 1961).

Les plus anciens auteurs (SCHNEIDER et CHILDERS, 1941) opéraient dans un local où la température et l'humidité de l'air étaient réglées. ARNEY (1947) immergeait les chambres respiratoires dans un thermostat. Dans les dispositifs plus mobiles, les chambres expérimentales sont munies de « jaquettes » ou d'enroulements de tube de cuivre ; on y fait habituellement circuler de l'eau froide, dont on contrôle le débit.

Pour la régulation de l'humidité relative, le plus simple est d'opérer à saturation comme l'ont fait ARNEY et les auteurs qui utilisent des dispositifs en circuit fermé. En général, les auteurs

donnent peu d'explications sur ce sujet. Toutefois VAN OORSCHOT et BELKSMA (1961) décrivent un ingénieux appareil comportant le fonctionnement alternatif d'un sécheur et d'un saturateur, commandé par un psychromètre.

II. — DESCRIPTION DU DISPOSITIF UTILISÉ POUR LES MESURES RESPIRATOIRES.

Le matériel utilisé permet d'effectuer des mesures d'émission de gaz carbonique en air renouvelé et circuit ouvert. La feuille restant attachée à la plante, le limbe est placé, pour des durées limitées, dans une chambre respiratoire obscure, étanche, maintenue à température constante ; l'air, d'humidité relative fixe, y circule à débit constant et connu, puis est conduit à un appareil analyseur de gaz carbonique muni d'un galvanomètre enregistreur.

A) CHAMBRES RESPIRATOIRES (fig. I.1 et I.2)

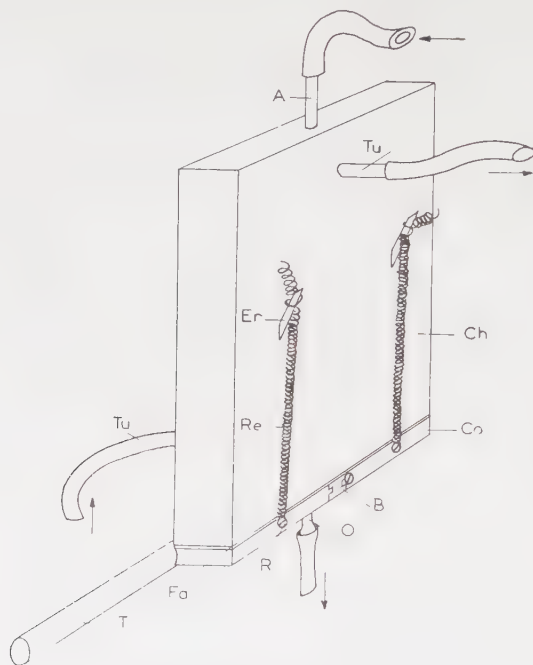


Fig. I.1. — Vue perspective d'une chambre respiratoire en place sur son couvercle. A : tubulure d'entrée d'air. B : barrette mobile. Ch : chambre. Co : couvercle. Er : ergot d'accrochage de ressort. Fa : joint de feuille anglaise. O : tubulure de sortie d'air. R : vis de fixation de ressort. Re : ressort. T : tige de fixation du couvercle. Tu : tubulures d'entrée et de sortie de liquide thermostatique.

Chaque feuille est munie d'un couvercle en aluminium de 7 mm d'épaisseur, fixé à un bâti métallique ; une échancrure *E* permet d'engager le pétiole, puis est comblée par une barrette

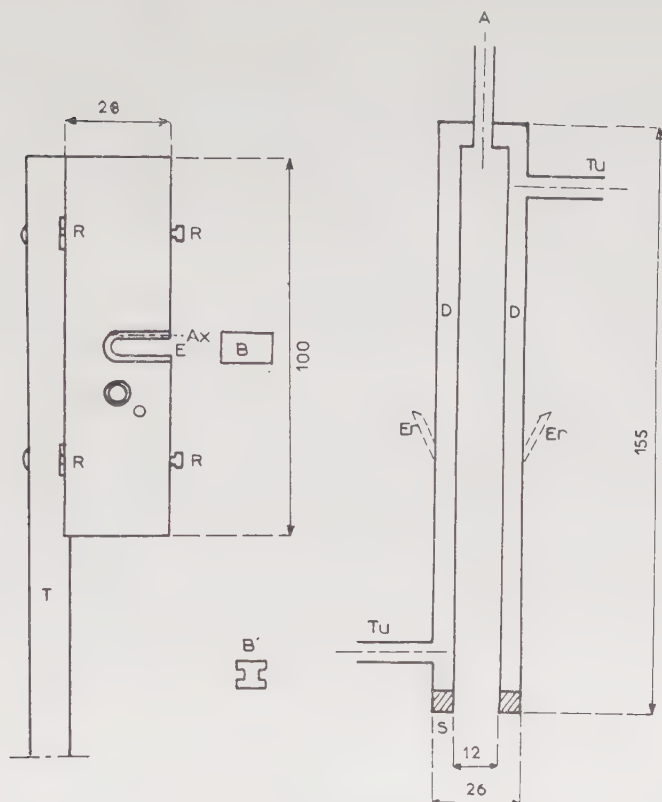


Fig. I.2. — *A gauche*, vue de la face intérieure du couvercle. *Ax* : axe de vis de blocage de la barrette mobile. *B'* : barrette (coupe). *E* : échancrure. Autres symboles comme sur la fig. I.1.

A droite, coupe de la chambre respiratoire. *D* : espace pour la circulation du liquide thermostatique. *S* : surface rectifiée s'appliquant sur le couvercle. Autres symboles comme sur la fig. I.1. Cotes en mm.

mobile *B*. L'étanchéité autour du pétiole est assurée par un joint de Vacoplast (1), légèrement comprimé par la barrette mobile, et que l'on ôte après chaque séance de mesure.

Lors des séances de mesures, une chambre amovible en laiton, parallélépipédique, de 150 cm³ de volume intérieur, vient coiffer

(1) Compagnie Générale de Radiologie.

la feuille ; des ressorts fixés au couvercle l'appliquent fermement contre celui-ci ; un joint de feuille anglaise, légèrement graissé, assure l'étanchéité. Si l'on dispose d'un couvercle pour chaque feuille, on le laisse constamment en place, ce qui évite de blesser ou de briser le pétiole ; au contraire, une même chambre peut passer d'un couvercle à un autre.

Les parois de la chambre sont doubles : dans leur intervalle peut circuler un liquide maintenu à température constante.

Dans certains cas, on a utilisé des chambres transparentes, construites en plexiglas sur le modèle des chambres en laiton, de volume identique et comportant également des doubles parois. Des housses de toile noire peuvent les coiffer au moment voulu.

B) RÉGULATION DE LA TEMPÉRATURE

Le liquide thermostatique (eau) est mis en circulation par une pompe à rotor de néoprène, d'un débit de 500 l/h, alimentant 8 chambres montées en parallèle.

La cuve thermostatique est un récipient de 40 litres dans lequel aboutissent les canalisations de départ et de retour du liquide. Dans cette cuve plongent une résistance chauffante de 600 W et un serpentin dans lequel peut circuler de l'eau de ville, assurant le refroidissement. Un thermomètre à contact commande alternativement, par l'intermédiaire d'un relais, le fonctionnement de la résistance et celui d'une vanne électromagnétique placée sur le circuit d'eau de ville. Les variations de température, lues sur un thermomètre placé dans une canalisation, n'excèdent pas 0,2°C. Ce dispositif ne permet pas d'obtenir des températures inférieures à celle de l'eau de ville.

C) FOURNITURE ET CIRCULATION DE L'AIR

1° Description du matériel (fig. I.3.)

Le dispositif utilisé est celui qui a été mis au point et décrit par LEBLOND et ULRICH (1957). L'air puisé à l'extérieur du laboratoire est comprimé, habituellement à 40 cm de mercure ; cette pression est maintenue constante grâce à un manomètre à mercure avec contacts électriques, ou à un pressostat métallique ultrasensible, commandant le fonctionnement du compresseur. L'air traverse ensuite un saturateur d'humidité sous pression (GAC, 1955) puis est distribué à 10 circuits dont 8 alimentent les chambres respiratoires ; le 9^e, par l'intermédiaire de l'un des systèmes de permutation des circuits, décrits ci-après, peut alimenter le tube d'analyse de l'analyseur ; le 10^e alimente continuellement le tube de comparaison de l'analyseur infra-rouge. Au point de départ de chaque circuit se trouve un capillaire de verre au travers duquel l'air se détend.

Après passage dans la chambre respiratoire, l'air est ramené à un robinet à 3 voies qui permet soit de le diriger sur l'analyseur soit de le laisser s'écouler librement ; on peut ainsi diriger sur l'ana-

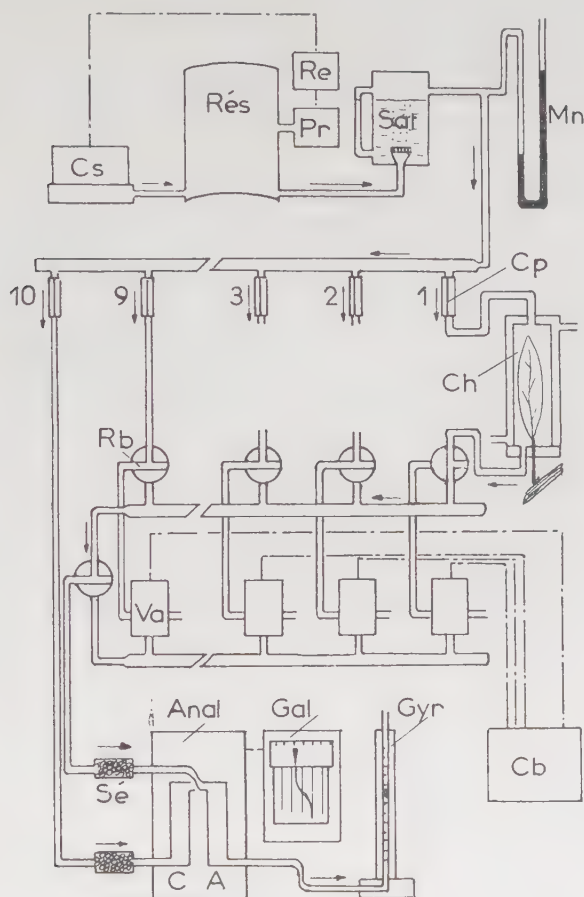


Fig. I.3. — Schéma de l'installation de fourniture et d'analyse de l'air. *Anal* : analyseur de gaz carbonique. *A* : tube d'analyse. *C* : tube de comparaison. *Cb* : combinateur commandant les vannes électromagnétiques. *Ch* : chambre respiratoire. *Cp* : capillaire. *Cs* : compresseur d'air. *Gal* : galvanomètre enregistreur. *Gyr* : gyromètre. *Mn* : manomètre. *Pr* : pressostat. *Rb* : robinet à 3 voies à commande manuelle. *Re* : relais. *Rés* : réservoir d'air comprimé. *Sat* : saturateur. *Sé* : sécheur d'air à ponce sulfurique. *Va* : vanne électromagnétique à trois voies. 1, 2, 3... : circuits d'air.

Les traits interrompus représentent les circuits électriques. Les flèches indiquent le sens de circulation de l'air. Les positions représentées des robinets à 3 voies correspondent au passage, sur le tube d'analyse, de l'air du circuit 1.

lyseur, dans l'ordre voulu, l'air issu des chambres en service. La premutation a été rendue automatique en utilisant, à la place des robinets, des vannes électromagnétiques, également à trois voies, actionnées successivement par un combinateur. La durée du cycle est de 30 minutes.

Le débit est mesuré par un gyromètre placé en fin de circuit à la sortie de l'analyseur.

Les canalisations sont en tube de verre de 3 mm de diamètre intérieur, et les raccords souples en tube de néoprène de 5 mm de diamètre intérieur.

2° Caractéristiques de l'air fourni.

a) *Débit* : la pression dans les chambres n'est supérieure que de quelques millimètres d'eau à la pression atmosphérique. Le débit pour chaque circuit est donc déterminé par la pression en amont du capillaire (maintenue constante) et par la résistance du capillaire (C_p , fig. 1.3) ; celui-ci est taillé à la longueur voulue pour obtenir un débit compris entre 7 et 8 litres/heure.

Les variations de débit sont inférieures aux erreurs commises sur les lectures du gyromètre ($\pm 0,1$ l/h).

b) *Humidité* : le principe de la régulation de l'humidité de l'air en circulation, au moyen de saturateurs sous pression, a été donné par LAINÉ et GAC (1951). L'air saturé sous une pression totale P est détendu à travers un capillaire à une pression p . Le degré hygrométrique de l'air détendu est égal à $p/P \times 100$. Dans la plupart des expériences de ce travail il est voisin de 65 p. 100.

Dans certaines expériences on a utilisé de l'air sec ou de l'air saturé d'humidité. L'air fourni par l'installation est alors soit séché sur de la ponce sulfurique (dont l'efficacité a été éprouvée par LEBLOND, 1956) soit saturé par barbotage, à travers une plaque frittée, dans de l'eau distillée légèrement acidifiée.

L'humidité indiquée est celle de l'air à l'entrée des chambres respiratoires, la transpiration des organes pouvant la modifier à l'intérieur de celles-ci.

c) *Température* : on admet qu'elle est égale à la température du liquide thermostatique, celui-ci ayant une chaleur spécifique et un débit beaucoup plus grands que l'air.

D) ANALYSE

L'air à analyser est dirigé, après séchage sur ponce sulfurique, sur le tube d'analyse de l'appareil ONERA 80. Le tube de référence de l'appareil reçoit un flux, à débit constant, d'air identique à celui qui est envoyé aux chambres et également séché sur ponce sulfurique. La différence des teneurs en gaz carbonique mesure donc directement l'enrichissement dû aux feuilles. L'appareil

peut mesurer des teneurs différentielles comprises entre 0 et 300 ppm. Le galvanomètre enregistreur imprime un point toutes les 20 secondes ; la vitesse d'avancement de la bande est de 3 cm par heure ; le tracé est donc continu tant que l'on analyse l'air issu d'une seule chambre respiratoire. En fait, grâce à la permutation manuelle ou automatique, on obtient une succession de segments de tracés se rapportant aux différentes chambres.

Sur la bande d'enregistrement, on mesure les écarts entre ces segments de tracés et la droite correspondant à une différence de teneurs nulle. On trace des portions de cette droite en faisant circuler dans le tube d'analyse le même air que dans le tube de référence (toutes les 30 minutes quand on utilise le système de permutation automatique).

La lecture de la bande d'enregistrement donne des écarts en mV. Pour les convertir en écarts de concentrations on se reporte à la courbe d'étalonnage de l'appareil, établie par le constructeur au moyen de mélanges gazeux.

Le débit d et l'enrichissement c étant connus, le produit cd donne le volume de gaz carbonique émis dans l'unité de temps.

III. — TECHNIQUE DES MESURES D'INTENSITÉ RESPIRATOIRE. PRÉCISION DE CES MESURES.

1^o Balayage préalable des chambres.

L'air contenu dans la chambre respiratoire au moment où l'on en coiffe la feuille et où on l'adapte au couvercle doit être balayé avant de commencer l'analyse. Cet air est celui du laboratoire : il est en général plus riche en CO_2 que l'air fourni à la chambre respiratoire.

On peut déterminer la durée minima de ce balayage de la manière suivante : une chambre est mise en place sur un couvercle vide ; la circulation d'air est établie au temps zéro et l'air immédiatement dirigé sur l'analyseur : l'aiguille du galvanomètre dévie puis revient au point nul en 5 minutes environ pour un débit de 7 à 8 l/h (fig. I.4, courbes A). Si l'on a commencé à fournir de l'air à la chambre quelques minutes avant sa mise en place, on obtient une courbe du type B (fig. I.4) : la durée du balayage nécessaire est un peu raccourcie (4 minutes). Il n'y a donc pas avantage à diriger l'air sur l'analyseur immédiatement après la mise en place de la chambre ; il vaut mieux éviter de polluer le tube d'analyse et les conduites intermédiaires par un excès de CO_2 . Ainsi, si l'on ne dirige l'air sur l'analyseur que 2 minutes après la mise en place de la chambre, on obtient les courbes C et D (fig. I.4) : si l'on a commencé le balayage de la chambre avant sa mise en place, on n'observe pas de déviation (courbe D).

Pratiquement on adapte la tubulure d'arrivée d'air quelques minutes avant la mise en place, et celle-ci faite, on observe un délai de sécurité de 4 minutes avant de diriger l'air sur l'analyseur ; durant ce temps on effectue l'analyse de l'air d'un autre circuit. Ce délai permet de vérifier l'absence de fuite.

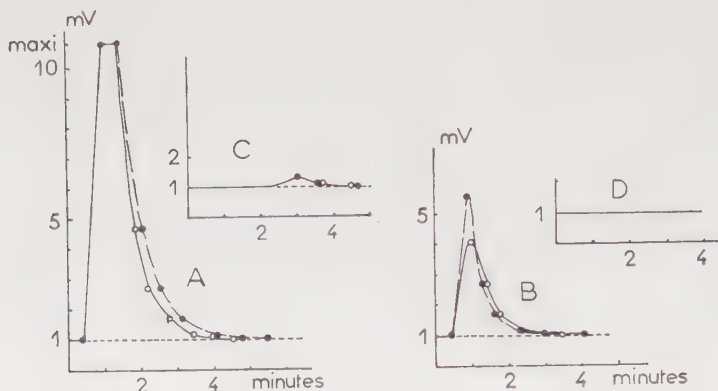


Fig. 1.4. — Déviation du galvanomètre à la suite de la mise en place d'une chambre respiratoire vide, au temps zéro.

A : pas de balayage préalable ; l'air est dirigé immédiatement sur l'analyseur.

B : balayage préalable, l'air est dirigé immédiatement sur l'analyseur.

C : pas de balayage préalable ; l'air est dirigé sur l'analyseur après 2 minutes.

D : balayage préalable ; l'air est dirigé sur l'analyseur après 2 minutes.

2^o Durée des mesures.

L'air issu d'une chambre respiratoire doit être dirigé sur l'analyseur pendant un temps suffisant pour que l'air précédemment présent dans le tube d'analyse et les conduites communes soit totalement éliminé. Une durée de trois minutes a été trouvée suffisante et généralement adoptée.

3^o Précision des mesures.

L'erreur absolue sur la lecture des débits est de $\pm 0,1$ l/h ; les débits utilisés étant voisins de 7,0 l/h, l'erreur relative est de $\pm 1,5$ p. 100 environ.

L'erreur sur les lectures de la bande d'enregistrement conduit à une erreur absolue sur les concentrations différentielles en CO_2 de ± 1 ppm. Dans nos mesures, les enrichissements en CO_2 vont de 20 à 100 ppm, rarement au-delà. L'erreur relative varie donc de ± 1 à ± 5 p. 100. Ainsi il y a avantage à réaliser des enrichissements importants en utilisant des feuilles de grandes dimensions, dans la mesure du possible.

Au total l'erreur relative sur les quantités de CO_2 émises (volumes par unité de temps) va de $\pm 2,5$ à ± 7 p. 100.

Si l'on rapporte ces quantités à l'unité de surface foliaire il faut tenir compte de plus de l'erreur sur les mesures de surface (voir plus loin).

IV. — AUTRES TECHNIQUES RÉGULIÈREMENT UTILISÉES.

A.) MESURE DES SURFACES FOLIAIRES

Les feuilles étant attachées, leur poids est inconnu. Il faut donc rapporter l'intensité respiratoire à l'unité de surface.

La mesure de la surface des feuilles met souvent à contribution des planimètres de divers principes, opérant directement sur les feuilles (MILLER, SHADOLD et HOLM, 1950 ; BATYUK, RYBALKO et OKANENKO, 1959 *b* ; ORCHARD, 1961) ou sur leur empreinte photographique (PAQUIN et COULOMBE, 1959). Pour des déterminations nombreuses sur une même espèce, il peut être avantageux de ne mesurer que quelques dimensions caractéristiques, et de se reporter à des abaques établis au préalable (FOULGA, 1961 ; CHATTERJEE et DUTTA, 1961 ; SPENCER, 1962).

Dans ce travail la surface des feuilles a été mesurée soit par pesée de leur empreinte sur papier photographique, soit par utilisation de papier millimétrique.

1° *Technique du papier photographique.*

Une feuille de papier photographique lent et contrasté, fendue pour laisser passer le pétiole, est glissée entre le limbe et une planchette. Le limbe est appliqué sur le papier au moyen d'une plaque de verre ; l'ensemble est abandonné à la lumière jusqu'à coloration des régions non recouvertes par le limbe. Le papier est alors fixé dans l'hyposulfite, rincé, séché ; ses dimensions sont mesurées. On découpe l'empreinte de la feuille, on pèse le papier entier puis aussitôt l'empreinte seule.

Les erreurs de pesée étant négligeables, les sources d'imprécision sont de deux ordres :

— inexactitude dans le découpage, imprécision sur les dimensions du papier photographique, défaut d'homogénéité de celui-ci.

— défaut de planéité des feuilles, rendant flou le contour de l'empreinte.

L'imprécision due à la première catégorie d'erreurs peut être appréciée en faisant une série de déterminations de la surface d'un échantillon parfaitement plan, ayant un contour de même

complication que celui d'une feuille. Pour cela, on a pris, dans une tireuse photographique, l'empreinte d'un morceau de papier qui était justement l'empreinte découpée d'une feuille de *Pelargonium zonale* (espèce la plus utilisée dans ce travail).

L'imprécision due à l'ensemble des sources d'erreurs a été appréciée au moyen d'une série de mesures faites à la suite les unes des autres sur une feuille de *Pelargonium zonale*, choisie au hasard. Le tableau I.1 montre les résultats de ces deux séries de déterminations.

TABLEAU I.1

Objet des mesures	Morceau de papier en forme de feuille	Feuille
Nombre de déterminations	21	21
Moyenne (cm ²).....	60,85	63,68
Extrêmes (cm ²).....	61,36 et 60,40	64,40 et 62,93
Ecart type	0,24	0,35
Coefficient de variation c	0,41 %	0,54 %

On peut adopter pour valeur de l'erreur relative sur la surface des feuilles de *Pelargonium zonale* $2c = 1,1$ p. 100.

On remarque que dans le cas ci-dessus le manque de planéité est une source d'erreur peu importante. Lorsque, en raison de la morphologie de la plante, il est nécessaire de placer la feuille et le papier photographique obliquement par rapport à la direction de la source lumineuse, il peut en résulter des erreurs plus grandes.

2° Technique du papier millimétrique.

On prend le contour de la feuille sur du papier calque qu'on applique ensuite sur du papier millimétrique et l'on compte les carrés. Voici les résultats d'une série de déterminations faites de cette manière sur une feuille de *Pelargonium zonale*, en comptant les carrés de 0.25 cm². :

Nombre de déterminations	20
Moyenne (cm ²)	73,06
Extrêmes (cm ²)	74,0 et 72,25
écart-type	0,70
Coefficient de variation	0,95 %

Cette technique très rapide est donc moins précise que la précédente en raison principalement de la dimension des carrés dénombrés. En comptant les mm² on perdrait l'avantage de la rapidité.

On a donc utilisé la technique du papier millimétrique dans les expériences requérant peu de précision sur la mesure des surfaces (comparaison des intensités respiratoires d'une même feuille à intervalles brefs) et la technique du papier photographique dans les autres.

B) TECHNIQUES DE DOSAGE DES GLUCIDES

Ce travail a comporté des dosages de glucides « solubles » réducteurs et non réducteurs, et d'amidon. Le matériel était fixé dans l'alcool éthylique à 96° G.L. bouillant, en présence de carbonate de calcium.

1° *Sucres solubles.*

Ils sont extraits par l'alcool à 80° G.L. bouillant (2 extractions par 80 ml d'alcool pour 1 g à 1,5g de substance fraîche). L'extrait est évaporé à sec, sous pression réduite, à 35°C. Le résidu, repris par l'eau tiède, est déféqué par le sulfate de zinc et la baryte (NELSON, 1944). Cette défécation est plus efficace, sur les extraits de feuilles de *Pelargonium zonale*, que la défécation par l'acétate de plomb. Après centrifugation on ajuste à un volume connu (50 ml en général). Sur des parties aliquotes de la liqueur limpide en dose, par la méthode colorimétrique de NELSON (1944), modifiée par SOMOGYI (1952) :

— les sucres réducteurs libres ;

— les réducteurs obtenus par l'hydrolyse effectuée en milieu sulfurique normal, au bain-marie bouillant, durant 30 minutes exactement. La liqueur d'hydrolyse est neutralisée par la soude 2N en présence de rouge de phénol (PUCHER, LEAVENWORTH et VICKERY, 1948).

La différence des deux dosages précédents donne la quantité de glucides solubles non réducteurs, c'est-à-dire essentiellement de saccharose.

La courbe d'étalonnage densités optiques/concentrations est dressée au moyen de solutions de glucose. Tous les résultats sont donc exprimés en mg de glucose (équivalent au pouvoir réducteur des sucres présents).

2° *Amidon*

On a d'abord essayé la méthode de Mc READY et al. (1950), comportant l'extraction par l'acide perchlorique (NIELSEN, 1943) et le dosage colorimétrique par l'anthrone (MORRIS, 1948). Voici par exemple les quantités de glucides (exprimées en quantités équivalentes de glucose) extraites de 149 mg de poudre sèche,

chaque extraction étant faite par 6,5 ml d'acide perchlorique 52 p. 100 additionnés de 5 ml d'eau, durant 15 minutes :

1 ^e extrait	16.200 μ g
2 ^e extrait	
3 ^e extrait	945 μ g
4 ^e extrait	845 μ g

Le 4^e extrait contient encore une proportion importante de substances réagissant avec l'anthrone. On ne change pas les résultats en augmentant les volumes du solvant et les durées d'extraction. Il semble qu'il y ait production de composés glucidiques solubles au cours de l'extraction, sans doute par hydrolyse de substances membranaires. Un dosage spécifique de l'amidon était donc nécessaire.

Voici l'essentiel de la technique mise au point, qui est une modification de celle de PUCHER, LEAVENWORTH et VICKERY (1948) :

— 50 à 100 mg de poudre végétale sèche, préalablement épuisée par l'alcool, contenant 1 à 12 mg d'amidon, sont traités 4 fois par l'acide perchlorique à moins de 15°C, suivant MC READY et al. Après centrifugation à froid les liqueurs d'extraction sont réunies et leur volume est ajusté à 100 ml. On filtre rapidement sur plaque frittée.

— sur une partie aliquote de cet extrait, contenant 0,25 à 1,5 mg d'amidon, on précipite celui-ci par l'iode suivant PUCHER et coll. (1948). La suspension obtenue est filtrée sous vide dans un tube d'Allihn à plaque frittée n° 3 recouverte de poudre de filtration. On rince le précipité soigneusement à l'alcool à 96° G.L. puis à 70° G.L., et on le traite par le thiosulfate alcoolique (16,5 g de $S_2O_3Na_2 \cdot 5H_2O$ par litre d'alcool à 68° G.L.). Après rinçages répétés par l'alcool à 96° G.L., l'amidon est dissous sur le filtre par 5 ml d'acide perchlorique à 52%. Le filtrat est récupéré quantitativement et étendu à 50 ml.

— sur cette liqueur on dose l'amidon par l'anthrone : dans un tube à essai 22×220 plongé dans la glace fondante, on met 2 ml de liqueur, puis sans mélanger, 4 ml de solution d'anthrone à 2% dans l'acide sulfurique concentré, préparée extemporanément et glacée. On opère de même sur des solutions témoins de glucose à 0,01 et 0,02 mg/ml, ainsi que sur un blanc ; tous ont le même titre en acide perchlorique que les solutions à doser. De minute en minute (PORTER, MARTIN et BIRD, 1959) on mélange le contenu des tubes et on les place au bain-marie bouillant pour 7 minutes exactement.

— après refroidissement on mesure, à 618 m μ , la densité optique par rapport au blanc. La relation densité optique/con-

centration est linéaire pour les concentrations, exprimées en glucose, de 0,005 à 0,030 mg/ml.

Le dosage effectué sur une solution perchlorique d'amidon pur donne un coefficient de récupération de 100 ± 3 p. 100.

Le nombre d'extractions nécessaires a été déterminé en dosant l'amidon dans les extraits successifs de 138 mg de poudre végétale sèche riche en amidon :

Extraits	mg	% du total
1-2	14,25	94,12
3	0,48	3,18
4	0,36	2,37
5	0,05	0,33
	15,14	100,00

4 extractions sont donc suffisantes. Sur l'extrait 1-2 ci-dessus, le dosage direct par l'anthrone donne 18,50 mg c'est-à-dire beaucoup plus que le dosage spécifique de l'amidon.

Habituellement, la précipitation de l'amidon d'une partie aliquote de l'extrait perchlorique total a été faite en double exemplaire ; sur chacune des liqueurs perchloriques finales, la réaction avec l'anthrone a été faite aussi en double ; on a donc pour chaque échantillon 4 lectures dont on prend la moyenne. La précision est d'environ 5 p. 100.

C) CONDITIONS DE CULTURE ET D'ÉCLAIREMENT DES PLANTES

Les plantes ont été cultivées en pots sur terreau ou terre franche, soit à l'extérieur, soit en serre, soit au laboratoire. Cette dernière solution permet de maintenir constantes la température, la durée et l'intensité de l'éclairement. Dans ce cas, l'éclairement a été fourni par des lampes à vapeur de mercure Mazda MAF de 250 W, les feuilles en expérience recevant de 8 000 à 12 000 lux de lumière blanche.

Quand il est nécessaire de maintenir constante l'humidité du sol d'un pot, le plus simple est d'en placer la base dans une soucoupe où l'on maintient l'eau à niveau constant.

La plus grande partie de ce travail a porté sur les feuilles d'une variété à fleurs rouges simples de *Pelargonium zonale* L. propagée par boutures depuis 1958 ; on a utilisé aussi l'Érable (*Acer platanoides* L.), la Capucine (*Tropaeolum minus* L.) et le Haricot (*Phaseolus vulgaris* L.).

CHAPITRE II

ÉTUDE DE L'ÉMISSION DE GAZ CARBONIQUE PAR LES FEUILLES SUR PIED A LA SUITE DE LEUR MISE EN CHAMBRE RESPIRATOIRE OBSCURE

Le moyen le plus simple de mesurer les échanges gazeux respiratoires des organes verts est de les placer à l'obscurité. Malheureusement cette façon de faire ne permet pas d'exprimer l'émission de gaz carbonique, par exemple, par un nombre unique, même en conditions constantes, car l'intensité respiratoire ne reste pas constante à l'obscurité.

Toute une série d'études ont été faites sur ce sujet. KOK montre en 1952 que la vitesse d'absorption de l'oxygène par les chlorelles diminue lentement après la suppression de l'éclairement pour atteindre en une vingtaine d'heures un niveau bas et constant (« respiration endogène »). CRAMER et MYERS (1949) trouvent, également chez les chlorelles, une intensité respiratoire élevée jusqu'à la disparition de l'amidon, puis une « respiration endogène » beaucoup plus faible. Il s'agit là de variations à longue échéance. BRACKETT, OLSON et CRICKARD (1953) au contraire, au cours de périodes d'obscurité de quelques minutes seulement, ont trouvé une diminution logarithmique de l'absorption d'oxygène. Leurs résultats, à vrai dire, diffèrent de ceux de BROWN (1953), qui, grâce à l'oxygène 18, a mesuré l'intensité respiratoire de chlorelles au cours de périodes alternantes de lumière et d'obscurité et n'a trouvé aucune variation significative ; il signale toutefois une accélération temporaire de l'absorption d'oxygène au début de chaque période obscure si les algues n'ont pas été au préalable habituées aux éclaircements utilisés au cours des expériences. De leur côté WEBSTER et FRENKEL (1953) trouvent que l'absorption d'oxygène par l'algue *Anabaena* reste constante durant les 4 premières heures d'obscurité, puis décroît considérablement durant 36 à 48 heures.

La plupart des publications traitant de la respiration des feuilles détachées, mises à l'obscurité, font état d'une diminution

continue de l'émission de CO_2 : cette diminution dure de 12 à 24 heures chez le Blé (KROTKOV, 1939), chez le Kikuyu (*Pennisetum clandestinum* Hockst.) et l'herbe du Soudan (*Andropogon sudanensis* L.) (WOOD, CRUISHANK et KUCHEL, 1943 ; WOOD, MERCER et PEDLOW, 1944), 2 à 3 jours chez la Belladone (CHARLES, 1954) ; chez l'Orge, YEMM (1935) signale une augmentation temporaire de l'émission de CO_2 , durant une dizaine d'heures après la mise à l'obscurité et suivie d'une chute ; mais sur la même espèce GREGORY et SEN (1937) trouvent des variations analogues à celles qui ont été précédemment indiquées. Dans tous ces travaux, assez anciens, l'émission de gaz carbonique a été déterminée par alcalimétrie, la durée de chaque mesure étant de plusieurs heures, ce qui ne donne aucune indication sur les variations de courte durée. De plus, les auteurs ont utilisé des feuilles détachées et ont habituellement commencé les mesures respiratoires très tôt après la récolte. Les variations respiratoires constatées peuvent donc être dues à la séparation de la plante ou aux manipulations.

Peu d'auteurs ont étudié les variations de la respiration des feuilles attachées à la plante. ARNEY (1947) a mesuré par alcalimétrie le CO_2 émis par des feuilles de Fraisier au cours de périodes successives de 15 minutes. A partir de la mise en place de la chambre respiratoire, il y a en général une légère chute initiale, puis une valeur constante à partir de la 3^e heure, sauf chez les feuilles jeunes, qui montrent une chute plus marquée et plus prolongée. KOCH et KELLER (1961) montrent que l'intensité respiratoire de feuilles de Peuplier, durant les 6 premières minutes d'obscurité, est de 25 à 30 % plus élevée qu'après 1/4 d'heure. HUBER et RUSCH (1961) indiquent qu'à la suite de la mise à l'obscurité l'émission de gaz carbonique des mêmes feuilles, élevée durant les premières minutes, s'abaisse assez rapidement jusqu'à une valeur qui reste constante durant au moins une heure. FRIEDRICH et SCHMIDT (1959) observent de même que l'émission de gaz carbonique de feuilles de divers arbres fruitiers atteint, 20 minutes après la mise à l'obscurité, une valeur qui reste constante pendant plus d'une heure. Mais il s'agit ici de feuilles détachées et alimentées en eau distillée juste avant l'expérience. Chez les feuilles attachées de Tabac, l'émission de CO_2 atteint en 9 minutes une valeur constante qui est environ 5 fois moindre qu'immédiatement après la mise à l'obscurité (DECKER, 1955).

On pouvait s'attendre à ce que la mise en place des chambres expérimentales décrites au chapitre I provoque des variations de l'intensité respiratoire, dues à l'action de différents facteurs, à savoir, outre le passage de la lumière à l'obscurité : la variation de l'humidité relative et de la vitesse de l'air entourant les feuilles, la manipulation inévitable de celles-ci, et le changement

de température. Cette dernière cause perturbatrice pouvait toutefois être éliminée par un choix convenable de la température d'expérience. L'usage de chambres décrites était cependant justifié : en effet, puisque les feuilles expérimentales n'y sont placées que pour la durée limitée des séances de mesure, elles subissent, en dehors de ces mesures, les mêmes conditions que les autres feuilles, ce qui est le moyen le plus simple et le plus sûr de leur assurer un comportement normal.

Il fallait donc étudier les courbes de variation de l'intensité respiratoire à la suite de la mise en place des chambres respiratoires. Le but de cette étude était de trouver sur ces courbes une valeur remarquable qui puisse servir « d'intensité respiratoire repère » comparable d'une séance de mesure à une autre, et de rechercher les conditions les plus favorables à sa détermination.

A cet égard des recherches préliminaires (CARLIER, 1959 *a*) ayant montré que les variations de l'intensité respiratoire des feuilles de *Pelargonium zonale* L. dans les chambres étaient influencées par la durée de l'éclairement reçu au préalable, cette étude a été reprise sur la même espèce ainsi que sur l'Erable, la Capucine et le Haricot.

I. — EFFETS DE LA DURÉE DE L'ÉCLAIREMENT PRÉALABLE SUR L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES FEUILLES DE *PELARGONIUM ZONALE* L. PLACÉES DANS LES CHAMBRES

A) EXPÉRIENCES CONCERNANT LA FORME DES COURBES RESPIRATOIRES

1° *Indications générales sur le matériel et les conditions expérimentales.*

On a utilisé des feuilles de rang 3 ou 4 à partir du bourgeon terminal (âge : 3 semaines à 1 mois), de surface importante (80 à 100 cm²), portées par des plantes cultivées en serre, sur terreau maintenu constamment bien humide (les soucoupes placées sous les pots contenaient toujours de l'eau).

Après un séjour à l'obscurité de 12 à 24 heures, les plantes ont été éclairées durant 0 à 24 heures ; les feuilles expérimentales ont alors été placées dans les chambres, la température d'expérience choisie étant celle qui régnait au voisinage des plantes à ce moment. L'humidité relative de l'air a toujours été fixée à 65 p. 100.

Les séances de mesures ont concerné simultanément les feuilles ayant reçu les éclairnements des différentes durées, 3 ou 4 mesures étant faites durant la première heure, de façon à permettre un

tracé précis du début des courbes ; les séances ont duré au moins 6 heures.

2^o *Expériences avec éclaircements préalables de 0 à 24 heures donnés à des feuilles différentes.*

a) *Conditions* : 24, 16, 12, 6, 1, 0 heures d'éclairciment préalable. Pour chaque traitement, 2 feuilles appartenant à 2 pieds différents. Température 21,5°C. L'expérience a été effectuée 2 fois (6 et 8-4-60).

b) *Résultats* (fig. II.1) : les courbes fournies par les feuilles non éclaircies au préalable commencent par une portion sensiblement horizontale, ou par une légère augmentation menant

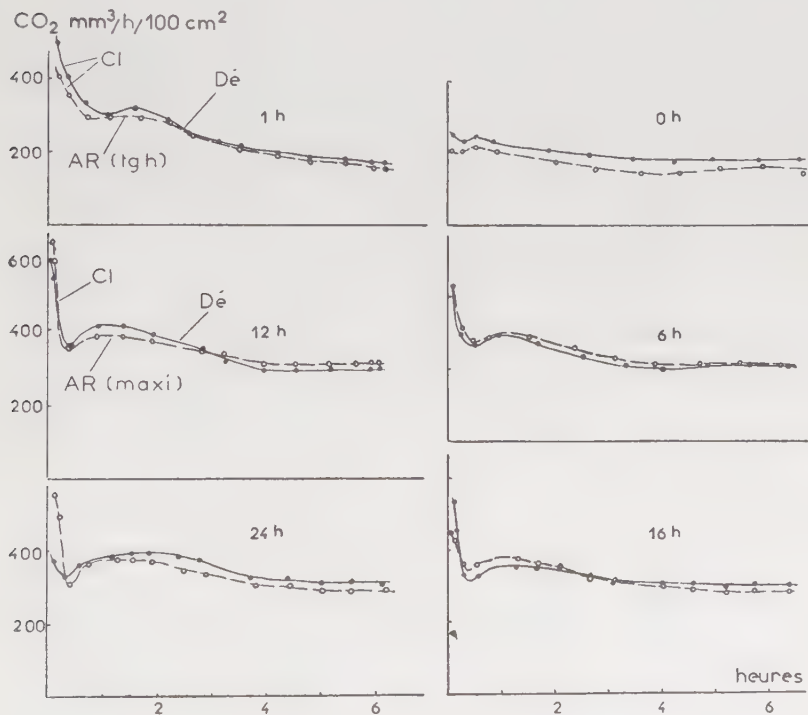


Fig. II.1. — Courbes respiratoires de feuilles adultes de *P. zonale* placées en chambres obscures, à 21,5°C, après 24, 16, 12, 6, 1 et 0 heures d'éclaircissement. Toutes ces feuilles sont portées par des pieds différents. Mesures du 6-4-60.

CI : chute initiale. AR : « accident respiratoire » (maxi : maximum ; lg h : point d'inflexion à tangente horizontale). Dé : phase de décroissance.

à un maximum dans le courant de la première heure. Ensuite l'intensité respiratoire décroît lentement.

Les courbes fournies par les feuilles éclairées au préalable se distinguent des précédentes et se ressemblent nettement entre elles. On peut y distinguer 3 parties :

— 1 : une *chute initiale (CI)* rapide, durant 20 à 40 minutes, et dont le début manque (l'émission de CO_2 n'est pas enregistrée durant les 4 premières minutes) ;

— 2 : un *accident (AR)* assez variable : ou bien l'intensité respiratoire remonte temporairement et passe par un maximum (*maxi*) ; ou bien la chute s'arrête, l'intensité respiratoire reste constante durant 1/2 heure à 1 heure : la courbe présente donc un point d'inflexion à tangente horizontale (*tg h*) ; ou bien la chute se ralentit temporairement pour reprendre ensuite durant les phases suivantes : la courbe présente encore un point d'inflexion, mais à tangente inclinée (1). Dans tous les cas le maximum ou le point d'inflexion fournissent une valeur aisément repérable qu'on appellera justement « *intensité respiratoire repère* » (v. page 32).

— 3 : une deuxième *phase de décroissance (Dé)*, durant jusqu'à la 5^e heure environ, à la suite de quoi les variations deviennent très lentes. L'importance de cette chute peut être caractérisée par le rapport :

$$\frac{\text{IR repère} - \text{IR à la 6}^{\text{e}} \text{ heure}}{\text{IR repère}} \times 100$$

qu'on peut appeler « *taux de décroissance moyen* ».

On a groupé sur les tableaux II.1 et II.2 les valeurs du taux de décroissance moyen et les indications concernant la forme de l'accident décrit ci-dessus pour les 2 séries de mesures des 6 et 8-4-60.

TABLEAU II.1
Valeurs du « *taux de décroissance moyen* »

Eclairéments préalables	24 h.	16 h.	12 h.	6 h.	1 h.	0 h.
le 6-4-60	22 % 23 %	16 % 27 %	19 % 29 %	28 % 28 %	48 % 47 %	27 % 29 %
le 8-4-60		31 % 27 %	26 % 30 %	48 % 55 %	47 % 55 %	39 % 15 %

(1) Ce cas ne s'est pas présenté dans l'expérience à laquelle on a emprunté les courbes de la fig. II.1. On peut en trouver un exemple fig. II.5, courbes A.

c) *Conclusions.*

Malgré une variabilité non négligeable, il apparaît nettement que la chute de l'IR (« taux de décroissance moyen ») est plus importante après les éclairagements courts (6 h et 1 h) qu'après les

TABLEAU II.2
Forme de l'accident respiratoire

Eclairagements préalables	24 h.	16 h.	12 h.	6 h.	1 h.	0 h.
le 6-4-60	maxi maxi	maxi maxi	maxi maxi	maxi maxi	maxi tg h.	maxi h.
le 8-4-60		tg h. tg h.	maxi maxi	tg h. tg incl.	tg incl. tg incl.	h. h.

Abréviations : maxi = maximum. — tg h. = point d'inflexion à tangente horizontale. — tg incl. = point d'inflexion à tangente inclinée. — h. = portion horizontale (sans chute initiale).

éclairagements longs. De plus, quand la durée d'éclairément préalable décroît, le maximum suivant la chute initiale tend à s'aplatir en un point d'inflexion à tangente d'abord horizontale puis inclinée. Enfin, les courbes tracées sans éclairément préalable sont difficilement comparables aux autres.

La variabilité de résultats peut être due au fait qu'on a comparé des feuilles différentes. Puisqu'il s'agit de feuilles attachées, rien n'empêche de soumettre une même feuille successivement aux différents traitements. C'est ce qui a été fait dans les expériences suivantes.

3^o *Expériences avec éclairagements préalables de durées variées donnés à une même feuille.*

a) *Conditions.*

Expérience 1 (mai 1960) : 18 h, 4 h, 1 h, 0 h d'éclairément préalable. 4 feuilles A, B, C, D appartenant à 4 pieds différents. Température 21,5°C. 3 séances de mesures.

Expérience 2 (mars 1963) : 24 h, 15 h, 5 h, 1 h d'éclairément préalable. 8 feuilles, a, b, c, d, e, f, g, h appartenant à 8 pieds différents. Température 21°C. 4 séances de mesures, 24 heures d'éclairément étant fournies à toutes les feuilles avant la première séance.

b) *Résultats.*

Les courbes obtenues sont semblables à celles de la fig. II.1. Les valeurs des « taux de décroissance moyens » et les indications

concernant la forme de l'accident respiratoire, suivies de la désignation des feuilles correspondantes, sont inscrites aux tableaux II.3 à II.6.

TABLEAU II.3
Taux de décroissance moyens (mai 1960)

Dates	Durées de l'éclairement préalable			
	18 h	4 h	1 h	0 h
6-5-60	24 %A	44 %B	52 %C	37 %D
10-5-60	22 %A	45 %C	49 %B	32 %D
13-5-60	23 %C	47 %D	54 %A	42 %B

TABLEAU II.4
Forme de l'accident respiratoire (mai 1960)

Dates	Durées de l'éclairement préalable			
	18 h	4 h	1 h	0 h
5-5-60	maxi. A	tg. h. B	tg. incl. C	maxi D
10-5-60	maxi. A	tg. h. C	maxi. B	maxi. D
13-5-60	maxi. D	maxi. C	tg. h. A	maxi. B

4° Conclusions sur l'allure des courbes respiratoires après différentes durées d'éclairement préalable chez Pelargonium zonale.

Les résultats des différentes expériences forment un ensemble cohérent.

La chute initiale de l'IR se produit chaque fois que la mise en chambre respiratoire obscure est précédée d'une période d'éclairement ; 15 minutes d'éclairement suffisent (expérience non décrite). En l'absence d'éclairement préalable elle manque habituellement ; si pourtant elle se produit, elle est réduite et semble être due à l'éclairement reçu durant quelques instants, entre le moment où la plante est tirée de l'enceinte obscure où elle était conservée et celui de la mise en place de la chambre respiratoire. La chute initiale se produit aussi bien à la suite du passage à l'obscurité de feuilles placées dans des chambres transparentes. Ces résultats sont en accord avec ceux de DECKER (1955) et de KOCH et KELLER (1961) auxquels il a déjà été fait allusion.

L'accident respiratoire qui suit la chute initiale fournit une valeur aisément repérable qui sera utile lorsqu'on voudra tracer la courbe de variation de l'intensité respiratoire au cours de pé-

TABLEAU II.5
Taux de décroissance moyens (mars 1963)

Dates	Durées de l'éclairement préalable			
	24 h.	15 h	5 h	1 h
19-3-63	30 % a 26 % b 27 % c 24 % d 25 % e 24 % f 25 % g 25 % h			
26-3-63	24 % b 22 % c	23 % a 18 % d	39 % c 39 % g	40 % f 46 % h
29-3-63	18 % b 11 % c	16 % c 18 % g	45 % f 45 % h	40 % a 43 % d
4-4-63	16 % b 19 % c	20 % f 20 % h	35 % a 35 % d	39 % c 37 % g

TABLEAU II. 6
Forme de l'accident respiratoire (mars 1963)

Dates	Durées de l'éclairement préalable			
	24 h	15 h	5 h	1 h
19-3-63	maxi (a b c d c f g h)			
26-3-63	maxi b maxi c	maxi a maxi d	tg. incl. c tg. incl. g	tg. incl. f tg. h. h
29-3-63	tg. h. b maxi c	tg. incl. c tg. h. g	tg. incl. f — h	tg. incl. a tg. incl. d
4-4-63	maxi b maxi c	maxi f tg. h. h	tg. h. a tg. h. d	c g

Le tiret — indique l'absence d'accident identifiable.

riodes prolongées. Dans une série donnée d'expériences, quand la durée de l'éclairement préalable diminue, cet accident tend à s'affaiblir, passant de l'état de maximum à celui de point d'inflexion à tangente horizontale puis inclinée, et même à disparaître. Mais sa variabilité donne à penser qu'il est sous la dépendance de facteurs qui n'ont pu être suffisamment contrôlés.

Cet accident de la courbe respiratoire se produit au moment où, chez d'autres espèces, différents auteurs (HUBER et RUSCH, 1961 ; FRIEDRICH et SCHMIDT, 1959) ont signalé une stabilisation temporaire de l'intensité respiratoire, sans toutefois préciser si cette stabilisation a été parfaite. Dans nos expériences, les valeurs extrêmes obtenues dans l'heure qui suit la chute initiale diffèrent rarement de plus de 10 p. 100, au moins après les éclaircissements longs ; de plus, on a observé une véritable stabilisation temporaire dans certains cas : ceux où l'accident respiratoire consiste en un point d'inflexion à tangente horizontale (*tg h*, fig. II.1).

L'importance de la chute de l'intensité respiratoire qui se produit ensuite a été exprimée par le « *taux de décroissance moyen* », qui est compris entre 15 et 30% pour les éclaircissements préalables de 12 à 24 heures, et nettement plus élevé (35 à 60%) pour les éclaircissements d'une durée égale ou inférieure à 4 heures. Pour les éclaircissements de 5 ou 6 heures il varie assez largement entre ces deux zones (28 à 55 %). Il semble exister une relation entre ces valeurs et le tracé de l'accident respiratoire. On devra en tenir compte dans l'interprétation générale des courbes.

5° Choix de l'intensité respiratoire « repère ».

En vue de pouvoir comparer l'intensité respiratoire d'une même feuille dans différentes conditions ou à différentes époques, ou les intensités respiratoires de feuilles différentes, on convient de prendre pour « *intensité respiratoire repère* », la valeur mesurée au moment de l'accident respiratoire qui suit la chute initiale.

Ce choix est fait pour des raisons pratiques : ce point est repérable sur la courbe, facilement et de façon non arbitraire, et il est atteint dans un délai assez bref (environ 1 heure).

B) INFLUENCE DE LA DURÉE DE L'ÉCLAIREMENT PRÉALABLE SUR LE NIVEAU DES COURBES RESPIRATOIRES CHEZ *Pelargonium zonale* L.

L'examen d'un grand nombre de données expérimentales ayant montré l'existence d'une relation assez constante entre la valeur de l'IR repère (et aussi de l'IR mesurée après 6 heures en chambre respiratoire), et la durée de l'éclairement reçu au préalable, il a paru utile d'analyser en détail à ce point de vue les résultats de l'expérience de mars 1963 décrite précédemment (page 29).

a) *Principe.*

On désire évaluer l'influence de la durée de l'éclairement préalable indépendamment des variations dues aux facteurs incontrôlés. On choisit 8 feuilles adultes *a* à *h*, dont deux (*b* et *e*) serviront de témoins et recevront un éclairement de 24 heures avant toutes les séances de mesures. Avant la première séance, *toutes* les feuilles sont éclairées durant 24 heures. Pour les 3 séances suivantes les feuilles reçoivent, par paires, les éclairements des autres durées prévues (15 h, 5 h, 1 h).

Soit *Tr* la moyenne des IR des feuilles témoins lors de la première séance, *Tx* la même moyenne lors d'une des séances suivantes *x*. Considérons une feuille dont l'IR, lors de la première séance, est *Er* ; si, avant la séance *x*, cette feuille avait reçu la même durée d'éclairement qu'avant la première séance, son IR serait *Ex*, telle que

$$Ex - Er = \frac{Tx}{Tr}$$

En réalité la feuille ayant reçu, avant la séance *x*, un éclairement d'une durée différente, on obtient une valeur expérimentale *E'x*, différente de *Ex* ; on peut alors calculer le rapport :

$$I = \frac{E'x}{Ex} \times 100 = \frac{E'x}{Tx} \cdot \frac{Tr}{Er} \times 100$$

qui indique l'influence du traitement (ici : la durée de l'éclairement préalable).

TABLEAU II. 7
Pourcentage *I* pour les « IR repères »

Feuilles témoins		Feuilles expérimentales				
	24 h		24 h	15 h	5 h	1 h
<i>b</i>	97,9	<i>a</i>	100,0	84,6	85,2	77,5
	95,7	<i>c</i>	100,0	84,1	89,8	80,5
	102,6	<i>d</i>	100,0	99,3	103,0	92,0
<i>e</i>	102,1	<i>f</i>	100,0	96,2	92,0	80,5
	104,3	<i>g</i>	100,0	101,0	81,6	92,1
	97,4	<i>h</i>	100,0	115,0	109,1	102,8
Moyennes	100,0			96,7	93,5	87,5
Intervall. de confiance	± 3,5			± 12,1	± 11,1	± 10,2

b) *Résultats et discussion.*

On a calculé les pourcentages *I* pour les intensités respiratoires « repères » et les intensités respiratoires après 6 heures d'obscurité, les moyennes de ces pourcentages pour chaque traitement et les intervalles de confiance de ces moyennes au seuil de 5% (tableaux II.7 et II.8).

TABLEAU II.8
Pourcentages *I* pour les IR après 6 heures d'obscurité

Feuilles Témoins		Feuilles expérimentales				
	24 h		24 h	15 h	5 h	1 h
<i>b</i>	97,9	<i>a</i>	100,0	90,0	71,7	55,3
	95,7	<i>c</i>	100,0	82,0	73,5	64,1
	102,6	<i>d</i>	100,0	103,9	78,9	57,5
<i>e</i>	102,1	<i>f</i>	100,0	90,5	55,3	62,0
	104,3	<i>g</i>	100,0	93,1	81,1	70,3
	97,4	<i>h</i>	100,0	108,0	66,2	70,8
Moyennes	100,0			94,5	71,1	63,4
Intervalles de confiance	± 4,6			± 10,0	± 8,7	± 6,7

L'examen de la fig. II.2 (graphique A) et des tableaux ci-dessus, confirmé par l'analyse de la variance effectuée par ailleurs montre que :

— pour l'intensité respiratoire « repère » il n'apparaît pas de différence significative entre les traitements.

— pour l'intensité respiratoire mesurée après 6 heures en chambre respiratoire, il y a une différence significative entre les traitements longs (24 h et 15 h d'éclairement) et courts (5 h et 1 h).

On peut penser que si les résultats sont peu significatifs c'est en partie à cause du mode de calcul du rapport *I* qui fait intervenir 4 valeurs expérimentales ; la précision sur ce rapport n'est que de 10% en moyenne. Aussi a-t-il paru intéressant d'analyser les résultats expérimentaux bruts de la même manière que ci-dessus.

C'est ainsi qu'on a porté sur la fig. II.2 (graphique B) les moyennes des intensités respiratoires obtenues pour les différentes durées d'éclairement et les intervalles de confiance de ces moyennes (au seuil de 5 p. 100). L'examen des courbes ainsi obtenues montre que :

— pour l'intensité respiratoire « repère » il y a une différence tout juste significative entre les traitements.

— pour l'intensité respiratoire après 6 heures à l'obscurité il y a une différence hautement significative entre les traitements.

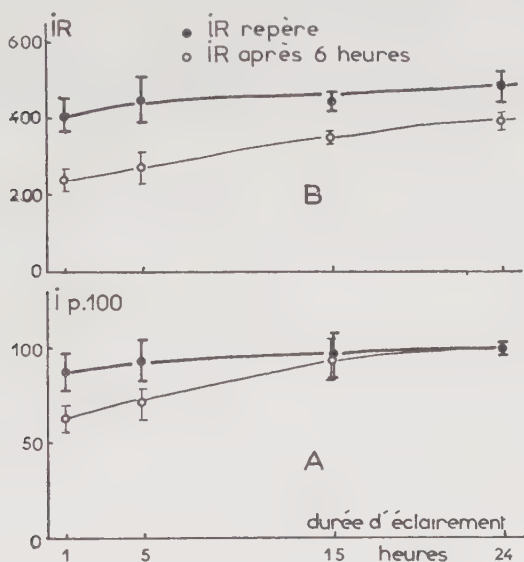


Fig. II.2. — Influence de la durée d'éclairement préalable sur l'IR des feuilles de *P. zonale* (IR repère et IR après 6 heures en chambre respiratoire). En abscisse : durée de l'éclairement. En ordonnée : A, pourcentages I (voir explication dans le texte) ; B, valeurs absolues de l'IR (mm^3 de CO_2 par heure par 100 cm^2).

Chaque point est la moyenne de 6 valeurs. Les traits verticaux indiquent les intervalles de confiance au seuil de 5 p. 100.

II. — EFFETS DE LA DURÉE DE L'ÉCLAIREMENT PRÉALABLE SUR L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE À L'OBSCURITÉ, CHEZ LES FEUILLES DE DIVERSES ESPÈCES

Les caractéristiques des courbes d'émission de CO_2 par les feuilles de *P. zonale* à la suite de leur mise à l'obscurité étant définies, ainsi que leur dépendance par rapport à la durée de l'éclairement préalable, il a paru utile d'en vérifier la généralité en répétant les expériences sur d'autres espèces : l'Erable, le Haricot et la Capucine. Les résultats obtenus sur ces trois espèces étant très semblables, on s'est contenté de rapporter ci-dessous les données concernant l'Erable (*Acer platanoides* L.).

1° Conditions expérimentales.

On a éclairé durant 18 h, 6 h, 2 h et 1 h avant les mesures 4 petits érables, A, B, C, D. Sur chaque pied les mesures ont concerné 2 feuilles opposées, adultes (âge : 1 mois et demi environ), distinguées arbitrairement par les indices 1 et 2. Température : 22°C. Nombre de répétitions : 2.

2° Résultats (fig. II.3).

On retrouve sur les courbes obtenues les éléments déjà connus : une chute initiale, suivie d'un accident (maximum, ou simple

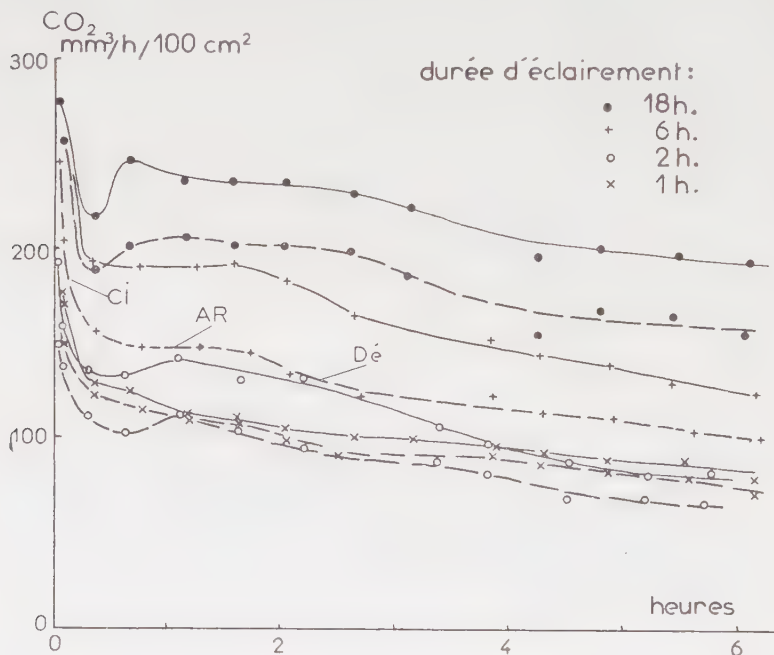


Fig. II.3. — Courbes respiratoires de feuilles adultes de 4 pieds d'Erable A, B, C, D, placées en chambre respiratoire obscure après diverses durées d'éclairage.

CI, chute initiale ; . AR : accident respiratoire. Dé : phase de décroissance.

point d'inflexion à tangente soit horizontale, soit inclinée) qui tend à s'atténuer quand la durée de l'éclairage préalable diminue, enfin une phase de décroissance.

L'analyse des résultats a été effectuée suivant les conventions déjà observées pour *Pelargonium zonale* ; elle figure dans les tableaux II.9. et II.10.

Le tableau II.9 fait apparaître une différence significative entre les taux de décroissance moyens après les traitements 18h, 6 h et 2 h ; le traitement 1 h ne se distingue du précédent que par la tendance à l'atténuation de l'accident respiratoire suivant la chute initiale.

TABLEAU II.9

Taux de décroissance moyen et forme de l'accident respiratoire. Feuilles d'Erable.

Feuilles		Eclaircissements préalables			
		18 h	6 h	2 h	1 h
A	1	25 % maxi		37 % tg. h.	
	2	22 % maxi		37 % tg. h.	
B	1		31 % maxi		36 % tg. incl.
	2		28 % maxi		39 % tg. incl.
C	1		37 % tg. h.		41 % tg. h.
	2		33 % tg. h.		38 % tg. h.
D	1	23 % tg. h.		41 % maxi	
	2	15 % tg. incl.		43 % maxi	

Signification des abréviations : voir tableau II.2.

TABLEAU II.10

Valeurs de l'intensité respiratoire (en mm³ de CO₂ par heure et par 100 cm² de surface foliaire) à 22°C. Dans chaque couple de chiffres le premier indique l'IR repère, le second l'IR après 6 heures en chambre respiratoire. Feuilles d'Erable.

Feuilles		Eclaircissements préalables			
		18 h	6 h	2 h	1 h
A	1	205 155		150 95	
	2	235 190		175 110	
B	1		240 165		125 80
	2		230 165		115 70
C	1		190 120		185 110
	2		150 100		145 90
D	1	150 115		110 65	
	2	170 145		140 80	

Du tableau II.10 ressort pour chaque feuille, une corrélation positive entre l'IR (aux deux niveaux considérés) et la durée de l'éclaircissement préalable.

La même expérience répétée en fin de saison, donc sur des feuilles âgées, a donné des résultats semblables. Toutefois les taux

de décroissance moyens sont moindres, phénomène déjà rencontré chez *Pelargonium zonale* (CARLIER, 1959 a).

3° Conclusion.

L'émission de CO_2 des feuilles d'Erable, et des autres espèces étudiées, à la suite de leur mise à l'obscurité, obéit aux mêmes règles que celle des feuilles de *Pelargonium zonale*, qui a été étudiée en détail au début de ce chapitre. Cette concordance semble exclure que l'émission de CO_2 par les feuilles de *P. zonale*, à l'obscurité, puisse être, dans nos conditions expérimentales, déterminée pour une part importante par des phénomènes métaboliques non respiratoires (carboxylations).

III. — ÉTUDE DE L'INFLUENCE DE QUELQUES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Les expériences précédentes démontrent l'influence d'un facteur expérimental important (la durée de l'éclairement préalable) sur les différents paramètres de la courbe respiratoire des feuilles placées en chambre respiratoire obscure. Ce facteur agit évidemment d'une manière indirecte, probablement en déterminant la quantité de substances utilisables par la respiration à l'obscurité ; ce problème sera étudié au chapitre IV. On pouvait penser que l'intensité respiratoire était en outre influencée par d'autres facteurs liés à l'utilisation des chambres respiratoires obscures, et par là même représentés à peu près également dans toutes les expériences : humidité relative et débit de l'air, manipulations subies par les feuilles au moment de la mise en place des chambres. En faisant varier expérimentalement ces facteurs, on pouvait espérer en connaître l'importance.

A) RECHERCHE DE L'INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ DE L'AIR FOURNI

1) Conditions expérimentales :

On trace, de la manière habituelle, les courbes respiratoires des feuilles de rangs 4 et 5 de 4 pieds de *P. zonale*, après un éclairage préalable de 18 heures. L'air fourni aux 2 feuilles de chaque pied est d'humidité relative différente :

$$A \begin{cases} 100 \text{ p. } 100 \\ 65 \text{ p. } 100 \end{cases} \quad B \begin{cases} 100 \text{ p. } 100 \\ 0 \text{ p. } 100 \end{cases} \quad C \begin{cases} 65 \text{ p. } 100 \\ 0 \text{ p. } 100 \end{cases} \quad D \begin{cases} 100 \text{ p. } 100 \\ 0 \text{ p. } 100 \end{cases}$$

b) Résultats

Les courbes obtenues sont portées sur les 4 graphiques de la fig. II.4. Pour faciliter les comparaisons on a calculé toutes les valeurs en pourcentage des valeurs repères. La similitude des

courbes fournies par les 2 feuilles d'un même pied est frappante. La conclusion est que, dans les conditions expérimentales habituellement réalisées, l'humidité relative de l'air fourni n'a pas d'influence sur le comportement respiratoire des feuilles attachées de *P. zonale*. GODWIN (1935) a fait une constatation semblable dans le cas de feuilles détachées de Laurier-cerise.

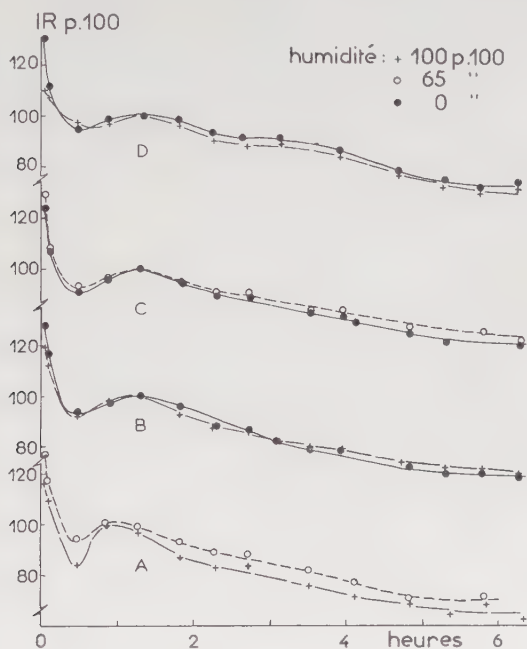


Fig. II.4. — Courbes respiratoires de feuilles de 4 pieds A, B, C, D, de *P. zonale* placées dans des chambres alimentées par de l'air à 0%, 65% et 100 % d'humidité relative. L'IR est exprimée en pourcentage de la valeur repère. Eclairage préalable : 18 heures. Température : 23°C.

B) RECHERCHE DE L'INFLUENCE DU DÉBIT DE L'AIR DANS LES CHAMBRES

Pour mener à bien une telle recherche il faudrait tracer des courbes respiratoires en utilisant différents débits. Evidemment, il faudrait vérifier au préalable que la sensibilité de l'appareil analyseur reste constante dans toute la gamme des débits utilisés. On a évité cette difficulté de la manière suivante : on a tracé les courbes respiratoires des feuilles 3 et 4 de 2 pieds A, et B de *P. zonale* ; pour chaque feuille un passage sur l'analyseur d'une durée de 5 minutes était fait toutes les 20 minutes, mais

— pour les feuilles A3 et B4 le débit était constant comme à l'ordinaire ;

— pour les feuilles A4 et B3, la circulation d'air était suspendue durant les 10 minutes suivant le passage sur l'analyseur, puis rétablie durant 10 minutes, dont les 5 dernières étaient consacrées au passage sur l'analyseur. Le débit moyen sur ces deux feuilles était donc la moitié du débit sur les 2 autres quoique le débit au moment des mesures fût le même.

La différence des débits moyens n'a provoqué aucune différence dans l'évolution respiratoire des feuilles d'un même pied (fig. 11.5). En conséquence il n'a pas paru utile d'entreprendre des investigations plus poussées dans ce domaine.

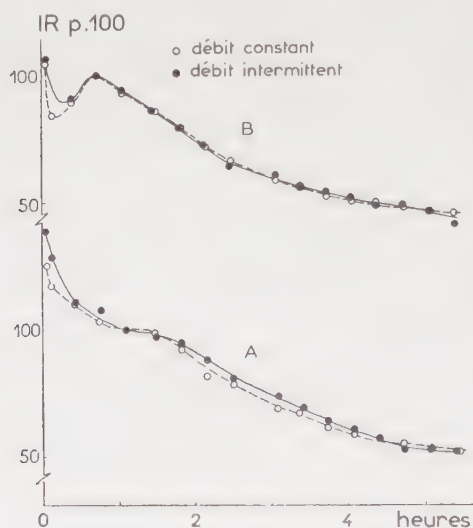


Fig. 11.5. — Courbes respiratoires de feuilles de 2 pieds A et B de *P. zonale*, placées en chambre respiratoire obscure, après 5 heures d'éclairement. Les chambres respiratoires reçoivent de l'air à débit constant, ou intermittent par interruption du balayage durant 10 minutes après chaque mesure. Température : 20,7° C. L'IR est exprimée en pourcentage de l'IR repère.

C) RECHERCHES SUR L'INFLUENCE DE L'EXCITATION MÉCANIQUE DUE A L'INTRODUCTION DE LA FEUILLE DANS LA CHAMBRE RESPIRATOIRE

Le limbe et le pétiole des feuilles de *P. zonale* n'étant pas dans le même plan, il faut exercer une légère torsion pour pouvoir mettre en place la chambre respiratoire ; le limbe frotte plus ou moins sur les parois de la chambre ; de plus, quand les dimensions

de la feuille l'exigent il faut en replier les bords pour l'introduire dans la chambre.

Ces déformations et frottements constituent-ils des excitants mécaniques capables de modifier l'intensité respiratoire ? La stimulation de l'IR par déformation du limbe a été mise en évidence et étudiée par AUDUS (1939) sur des feuilles détachées et conservées à l'obscurité, en particulier chez *Pelargonium zonale*. Une série de recherches a été faite sur ce sujet.

1^o *Excitations mécaniques de feuilles préalablement placées dans les chambres respiratoires obscures.*

a) *Conditions expérimentales :*

6 feuilles adultes de *P. zonale* sont placées dans des chambres respiratoires obscures, de la manière habituelle, à 21°C, et leur IR est mesurée durant 15 heures (une mesure toutes les demi-heures).

On ôte alors les chambres respiratoires ; le limbe est doucement courbé en tous sens, entre les doigts, durant une minute ; la chambre est aussitôt remise en place et les mesures se poursuivent durant 48 heures. Les feuilles 1 et 2 subissent l'excitation mécanique à l'obscurité presque totale (quelques lux), les feuilles 3 et 4 sous un éclaircissement de 5000 lux environ ; les feuilles 5 et 6 servent de témoins.

A chaque mesure l'IR d'une feuille est exprimée en pourcentage de la moyenne des IR des feuilles témoins. Pour chaque feuille ce pourcentage a été sensiblement constant durant les 5 heures précédant le traitement : on le prend comme base et on divise par ce chiffre les pourcentages obtenus après le traitement : le chiffre obtenu indique l'intensité de l'effet provoqué.

b) *Résultats (fig. II.6).*

Le traitement a donné lieu à une stimulation notable de l'IR, atteignant un maximum de 25 à 35 p. 100 environ, puis décroissant jusqu'à un minimum atteint en 15 heures environ ; une deuxième oscillation se produit ensuite. Pour l'une des feuilles la valeur stable atteinte finalement reste bien supérieure à l'IR initiale. Il n'apparaît pas de différence significative entre les effets des traitements appliqués à la lumière et à l'obscurité, à l'exception d'une chute initiale chez l'une des feuilles exposées à la lumière.

Une deuxième expérience faite sur les mêmes feuilles 4 jours après la mise à l'obscurité a donné des résultats analogues, le maximum de stimulation atteignant toutefois 37 à 57 p. 100.

c) *Conclusions.*

Les résultats sont du même ordre que ceux obtenus par AUDUS (1939). Quoique l'excitation du limbe ait été intentionnelle-

ment beaucoup plus intense et prolongée que celle qui se produit lorsqu'on se contente de mettre la chambre respiratoire en place, cela explique, semble-t-il, la présence fréquente d'un maximum sur les courbes respiratoires des feuilles placées dans les chambres sans éclairage préalable. Mais cette conclusion ne peut être appliquée telle quelle au cas des feuilles préalablement éclairées, qui doit être étudié à son tour.

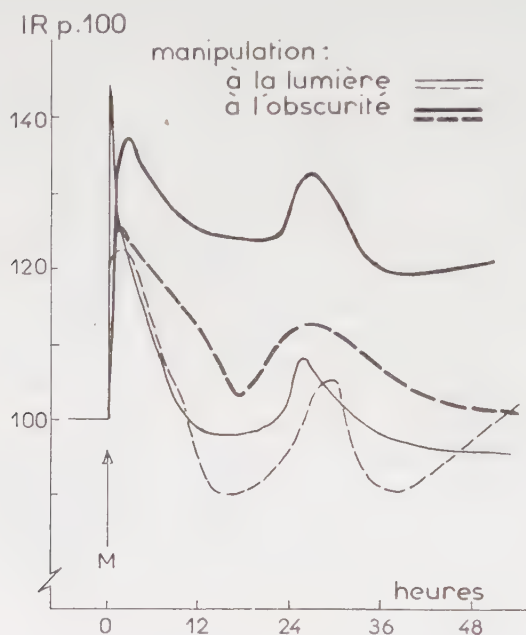


Fig. II. 6. — Effet de la manipulation M. des limbes sur l'IR de 4 feuilles de *P. zonale*, placées en chambre respiratoire 15 heures à l'avance. La manipulation est faite soit à l'obscurité, soit à la lumière (5000 lux).

2° Expériences de pliage des limbes préalablement éclairés.

a) Conditions expérimentales.

Comme l'éclairage est forcément reçu en dehors des chambres respiratoires, il faut utiliser des feuilles dont la taille et la conformation permettent de les introduire sans les plier et avec le minimum de frottements. De plus, la différence de comportement respiratoire des limbes pliés et non pliés risque d'être faible ; il est donc souhaitable de disposer de feuilles aussi semblables que

possible, c'est-à-dire de même âge et portées par le même pied, autrement dit de feuilles opposées. Chez *P. zonale* de telles feuilles se trouvent sur le premier nœud de chaque rameau. En raison de la structure de la tige il y a donc 2 feuilles opposées sur chaque nœud suivant une inflorescence.

Les mesures ont été faites à 23°C, durant 6 heures, après 18 heures d'éclairement, sur les feuilles opposées de rang 3 de 4 pieds A, B, C, D. Deux types d'expériences ont été réalisées :

— type 1 : de chaque couple de feuilles, l'une est introduite pliée dans la chambre respiratoire, l'autre sans traitement spécial ;

— type 2 : les feuilles sont introduites dans les chambres soit sans traitement, soit pliées, soit non pliées, mais après avoir été courbées plusieurs fois entre les doigts.

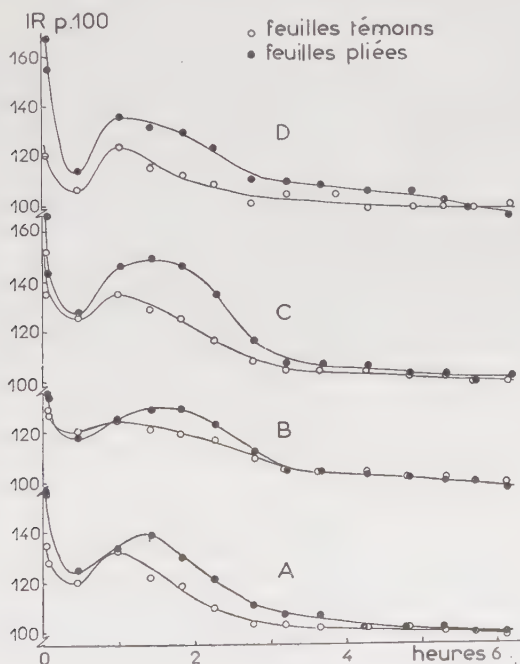


Fig. 11.7. — Courbes respiratoires de couples de feuilles opposées de *P. zonale* placées en chambre respiratoire après 18 heures d'éclairement. ● feuilles introduites pliées dans les chambres. ○ feuilles témoins. Température 23°C. L'IR est calculée en faisant égale à 100 l'IR mesurée après 5 h. 45 min.

b) Résultats.

Les courbes respiratoires obtenues sont du type habituel. Les tracés, pour chaque couple de feuilles sont parallèles à partir

de la 4^e heure au plus tard ; la stimulation d'origine mécanique, si elle a lieu, n'a donc plus d'effet à ce moment. On a donc calculé tous les points expérimentaux en pourcentage d'une valeur obtenue en fin d'expérience. On voit sur la fig. II.7 les courbes obtenues après cette transformation pour l'une des expériences de type 1. Les courbes fournies par les limbes pliés présentent, par rapport à celles des témoins :

— une chute initiale partant d'une valeur plus élevée.

— un maximum plus marqué et légèrement retardé : le tableau II.11 indique, pour deux expériences, la valeur de ce maximum et le délai à l'issue duquel il est atteint.

TABLEAU II.11
Expériences de pliage des limbes (type 1)

	Couples de feuilles portés par les pieds			
	A	B	C	D
1 ^{re} expérience				
limbe plié.....	139 % 85 min.	129 % 85 min.	149 % 85 min.	136 % 60 min.
limbe non plié...	133 % 60 min.	125 % 60 min.	135 % 60 min.	124 % 60 min.
2 ^e expérience				
limbe plié.....	127% 125 min.	121% 215 min.	137% 108 min.	135 % 60 min.
limbe non plié...	116% 125 min.	124% 60 min.	132% (1)	125 % 60 min.

(1) Valeur constante de la 60^e à la 170^e minute. Ce pied souffrait de la sécheresse.

Le tableau II.12 donne les mêmes indications pour une expérience de type 2.

TABLEAU II.12
Expérience de pliage des limbes (type 2)

Traitements	Couples de feuilles portés par les pieds			
	A	B	C	D
Aucun		128% 53 min.	145% 54 min.	
Pliage maintenu	127% 127 min.	132% 108 min.		130% 80 min.
Pliage non maintenu	127% 129 min.		158% 107 min.	130% 106 min.

c) *Conclusion.*

Le pliage du limbe lors de son introduction dans la chambre, après éclaircissement prolongé, stimule légèrement et temporairement l'intensité respiratoire. La stimulation n'est pas modifiée si le limbe est maintenu plié dans la chambre. *Elle est du reste toujours très faible*, de l'ordre de grandeur des erreurs commises, une conclusion positive ne s'appuyant que sur la répétition d'écarts toujours de même sens. Quoique le point de la courbe respiratoire le plus modifié par la stimulation soit justement celui qui a été choisi comme « IR repère » (ci-dessus, page 32), l'erreur ainsi faite pourra être négligée si l'on prend la précaution d'opérer toujours de la même manière. De plus, il sera utile d'éviter de manipuler les limbes durant les quelques heures précédant les mesures.

IV. — CONCLUSIONS

Les recherches qui viennent d'être décrites ont porté sur les variations de l'émission de gaz carbonique par les feuilles attachées durant les quelques heures qui suivent leur mise en chambre respiratoire.

Ces recherches avaient été initialement entreprises pour définir les meilleures conditions de détermination d'une intensité respiratoire « repère » comparable d'une séance de mesure à l'autre.

Il paraît peu souhaitable de déterminer cette valeur repère après un séjour préalable à l'obscurité ; dans ces conditions, en effet, la mise en place de la chambre respiratoire donne lieu à une importante stimulation respiratoire, d'origine mécanique.

Il est donc préférable d'effectuer les mesures après une période d'éclaircissement. C'est ce que l'on a fait, dans les recherches comportant des répétitions de séances de mesures sur les mêmes feuilles (chapitres III et VI).

En principe, on pourrait prendre pour repère la valeur mesurée tout au début de la chute initiale ; mais comme la chute initiale est très rapide, des mesures précises à ce moment sont très difficiles, du moins avec le dispositif expérimental utilisé.

On pourrait aussi prendre pour repère une valeur mesurée quand la courbe d'émission de CO_2 est stabilisée, c'est-à-dire environ 6 heures après la mise en chambre. Mais cette valeur varie fortement avec la durée de l'éclaircissement préalable. De plus, pour pouvoir faire chaque jour des mesures sur un nombre de feuilles assez élevé avec une installation de capacité limitée, il y a avantage à réduire à 1 heure ou 1 heure 30 le temps de séjour des feuilles en chambre respiratoire. Dans ce délai, on peut mettre en évidence sur la courbe d'émission de CO_2 un accident remarquable qui fournit la valeur de l'« IR repère » (définie p. 32). Cette valeur dé-

pend assez peu de la durée de l'éclairement préalable, surtout si celle-ci est longue. Les mesures seront donc faites, de préférence, après un long éclairement (16 heures en général), ou, pour les plantes cultivées à l'extérieur, toujours à la même heure. On limitera au maximum la manipulation des limbes avant les mesures et avant leur introduction dans les chambres.

CHAPITRE III

ÉTUDE DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES FEUILLES SUR PIED EN RELATION AVEC L'HUMIDITÉ DU SOL

I. — INTRODUCTION

La méthode de mesure de l'intensité respiratoire des feuilles sur pied, permettant d'opérer sur une même feuille autant de fois que l'on désire, est particulièrement bien adaptée à l'étude de l'influence des conditions de culture, et spécialement à l'étude de l'influence de la fourniture d'eau à la plante.

En conditions de transpiration modérée, l'état hydrique des plantes est déterminé essentiellement par la tension de l'eau dans le sol. Il est donc raisonnable de rechercher les variations des phénomènes physiologiques en fonction de l'état d'humidité du sol.

Les plantes se développent convenablement sur un sol dont l'humidité est comprise entre deux valeurs caractéristiques : la « *capacité au champ* » et le « *pourcentage de flétrissement permanent* ».

On appelle « *capacité au champ* » le taux d'humidité (exprimé en masse d'eau pour 100 de sol sec) restant dans le sol quand, après un arrosage suffisant, l'écoulement par gravité cesse. L'eau du sol est alors dans un état énergétique bien déterminé, qui peut être exprimé par la valeur de son potentiel capillaire, ψ , ou mieux, du logarithme de cette grandeur (pF). On admet généralement qu'à la capacité au champ $pF = 2,4$ (HALLAIRE, 1956).

HENDRICKSON et VEIHMEYER (1929) ont défini le « *pourcentage de flétrissement permanent* » comme la teneur résiduelle du sol en eau quand les plantes sont flétries en permanence, c'est-à-dire quand les feuilles ne peuvent reprendre leur turgescence dans une atmosphère saturée d'humidité, à moins qu'on n'ajoute de l'eau au sol. Contrairement à ce que l'on a cru longtemps (v. par exemple HENDRICKSON et VEIHMEYER, 1954), le pourcentage de flétrissement permanent n'est pas identique pour toutes les plan-

tes. Cependant dans la plupart des cas il correspond à un pF voisin de 4,2 (HALLAIRE, 1956).

En ce qui concerne la respiration, l'étude la plus simple consiste à rechercher les réactions respiratoires des feuilles quand l'humidité du sol subit des écarts très importants : ceux qui provoquent le flétrissement des feuilles, et, inversement, leur retour à l'état turgescent. Ces réactions respiratoires ont été étudiées chez *P. zonale* L. ; on a effectué quelques essais sur les variations concomitantes de l'état hydrique des feuilles, et sur leur métabolisme glucidique.

D'autres expériences ont permis de rechercher si la respiration des feuilles de *P. zonale* réagit aux variations du taux d'humidité du sol quand celui-ci reste supérieur au point de flétrissement permanent. Ces expériences sont une contribution à l'étude d'une question sur laquelle l'unanimité n'est pas faite : l'eau du sol est-elle ou non également disponible pour la plante dans tout le domaine compris entre la capacité au champ et le pourcentage de flétrissement permanent ? (VEIHMEYER et HENDRICKSON, 1950 ; SLATYER, 1957 ; LEMÉE, 1959).

II. — REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

L'influence de l'état ou du régime hydrique sur l'intensité respiratoire des végétaux a fait l'objet de nombreux travaux, effectués les uns sur des organes isolés, les autres sur des organes en place ou des plantes entières. Quoique les seconds seuls soient directement comparables au présent travail, quelques indications sur les premiers ne sont pas inutiles. On se limitera au cas des feuilles et pousses feuillées des végétaux supérieurs ; on envisagera les phénomènes respiratoires et le métabolisme glucidique, habituellement considéré comme lié à la respiration. Plusieurs revues ont déjà été consacrées à ces questions (DOMIEN, 1949 ; PETINOV, 1954 ; ILJIN, 1957 ; VAADIA, RANEY et HAGAN, 1961).

A. FEUILLES DÉTACHÉES

ILJIN (1923) distingue les plantes dont l'IR augmente quand la teneur en eau diminue, et celles dont l'IR décroît dans les mêmes conditions ; les premières sont souvent des plantes de lieux humides, les secondes des xérophytes. Les résultats de HÉE (1930) et DOMIEN (1949) s'accordent avec ces idées. L'augmentation d'IR consécutive aux pertes d'eau modérées est souvent suivie d'une diminution si la déshydratation se poursuit (DELAHAYE, 1946 ; BOLLI, 1951). Dans certains cas (*Pinus austriaca* : PARKER, 1952) l'IR diminue d'abord avec la perte d'eau, puis

remonte jusqu'à un maximum pour décroître finalement à nouveau ; l'importance du maximum dépend de la vitesse de déshydratation.

B) FEUILLES EN PLACE ET PLANTES ENTIÈRES.

SCHNEIDER et CHILDERS (1941) ont trouvé chez les feuilles de Pommier (variétés Stayman et McIntosh) une élévation progressive de l'IR durant le dessèchement du sol à partir de la capacité au champ ; un maximum de 162 p. 100 de la valeur initiale est atteint le jour où les feuilles sont flétries ; à la suite de l'arrosage, l'IR revient à son niveau initial en 1 ou 2 jours. BARNER (1955), sur des peupliers plantés dans un champ expérimental à niveau d'eau réglable, a également observé que l'IR des feuilles augmente quand le niveau de l'eau baisse, et décroît à nouveau quand le niveau de l'eau est ramené à sa hauteur initiale ; il ne signale pas de flétrissement. Par contre, UPCHURCH, PETERSON et HAGAN (1955), et HAGAN, PETERSON, UPCHURCH et JONES (1957), travaillant sur des plantes entières de Trèfle (*Tr. repens* L.) ont observé une légère augmentation de l'IR seulement au voisinage du flétrissement. BRIx (1962) a observé, chez des plantes entières de tomate, une diminution de l'IR au cours de l'assèchement ; chez *Pinus taeda* L., quand le sol se dessèche, l'IR commence par décroître ; mais quand le flétrissement s'accroît, l'IR croît à nouveau jusqu'à un maximum plus élevé que l'IR des feuilles turgescents, pour décroître à nouveau ensuite.

Dans beaucoup d'espèces, les feuilles des plantes soumises à la sécheresse s'appauvrissent considérablement en amidon (plusieurs travaux anciens sur ce sujet sont cités par CRAFTS, CURRIER et STOCKING, 1949), comme cela se produit aussi dans les feuilles détachées abandonnées à la dessiccation (KISSELEW, 1927) ; HENRICI (1943, 1945) signale qu'en même temps, chez la Luzerne, la teneur en sucres réducteurs augmente, du moins si le flétrissement est de courte durée, sinon la teneur en réducteurs décroît également. Chez le Haricot et la Tomate, le dessèchement du sol provoque un appauvrissement en amidon et en sucres solubles, la réirrigation une augmentation de la teneur en amidon (WOODHAMS et KOZLOWSKI, 1954).

On a aussi étudié le métabolisme glucidique de plantes cultivées en conditions sèches durant tout leur développement. Chez le Haricot, les plantes cultivées sur les sols les moins humides sont les moins riches en amidon (WADLEIGH et AYERS, 1945). EATON et EAGLE (1948) dans une importante bibliographie, citent toute une série d'espèces (Haricot, Chou, Laitue, Tomate, Blé, Canne à sucre, etc...) chez lesquelles les plantes cultivées en conditions sèches sont moins riches en amidon et plus riches en sucres solubles

que les plantes cultivées sur sol humide ; mais chez d'autres espèces (Soja, Tournesol, Pomme de terre) la culture sur sol sec provoque l'enrichissement en amidon, et a des effets variables sur les hémicelluloses. En conditions sèches les feuilles de Cotonnier (EATON, et EAGLE, 1948) sont moins riches en amidon, hémicelluloses et saccharose, et plus riches en hexoses. Chez plusieurs espèces (*Rumex acetosa*, *Ficus carica*, *Hedera helix*) les plantes sont d'autant plus riches en sucres solubles que leur habitat est plus sec (ILJIN, 1957).

Les travaux russes modernes concernent surtout les plantes de grande culture cultivées dans des conditions déterminées soit durant toute leur végétation, soit durant l'un ou l'autre des stades de développement. L'humidité du sol y est exprimée en pourcentage de la capacité maximum d'hydratation (polnaya vlagomkost'). Dans les cultures de plantes en bacs, l'humidité du sol est maintenue dans des limites plus ou moins étroites par des arrosages. Dans les cultures au champ on se contente en général de comparer les plantes d'une parcelle régulièrement arrosée à celles d'une parcelle non arrosée, dont l'humidité va donc en décroissant au cours de la végétation.

PETINOV (1954) indique que la sécheresse accroît l'IR des plantes du moins quand les plantes s'enrichissent en sucres solubles ; si elles s'appauvrissent, leur IR diminue. Chez le Blé, la teneur en sucres solubles est plus élevée chez les plantes non irriguées. L'élévation de l'IR des plantes non irriguées, en culture au champ, par rapport aux plantes irriguées, est signalée encore par ZHOLKEVITCH (1955) pour le Blé, par PETINOV et MALYCHEVA (1960) pour le maïs ; ces derniers signalent aussi une plus grande activité des oxydases et une baisse du QR. Sur des plantes cultivées en bacs, ZHOLKEVITCH (1958) trouve encore l'élévation de l'IR par la sécheresse, en même temps qu'une diminution des teneurs des composés organiques phosphorylés ; dans ce dernier phénomène il voit l'indice d'un trouble des processus de transfert et d'utilisation de l'énergie respiratoire. Mais dans une publication plus récente (1962) le même auteur indique que chez une espèce résistante à la sécheresse (*Artemisia austriaca*) l'IR reste inchangée quand le sol se dessèche, sauf pour un dessèchement considérable ; il y a alors chute de l'IR, en même temps que du QR (alors que pour des espèces non résistantes, le QR reste voisin de 1 lors du flétrissement). Chez l'Orge, MUSAEVA (1957) observe que la valeur de l'IR dépend du degré de sécheresse maintenu dans le bac de culture : à 20% de la capacité maximum, le flétrissement est modéré, et l'IR plus élevée que sur sol humide (70% de la capacité maximum) ; à 10% le flétrissement est fort, et l'IR moins élevée ; ce type de variation semble se rapprocher de celui que BRIX (1962) a trouvé chez *Pinus taeda*. MUSAEVA observe aussi que la sensi-

bilité respiratoire des plantes à la sécheresse varie d'un stade du développement à un autre.

Chez le Blé cultivé en parcelle non irriguée (ZHOLKEVICH, 1955) la teneur en sucres solubles (surtout en saccharose et fructosanes) s'élève progressivement, mais les glucides de réserve (hemicelluloses) sont aussi abondants que chez les plantes irriguées ; l'auteur conclut à un ralentissement des migrations. Un tel ralentissement a été effectivement observé chez le Maïs (grâce à l'emploi de C^{14}) en même temps qu'une légère augmentation de la teneur en sucres solubles (PETINOV et MALYCHEVA, 1960) ; cette augmentation des sucres solubles a encore été observée chez le Concombre, le Haricot, le Millet, mais cette fois accompagnée d'un appauvrissement en amidon (SUBBOTINA, 1961).

Enfin l'Orge a fait l'objet d'essais sur les effets d'une humidité excessive (120 p. 100 de la « capacité maximum »), qui, subie durant tout ou partie de la végétation, fait toujours diminuer la récolte. Les feuilles sont moins riches en sucres solubles que celles des plantes normales (LERMAN, 1956), mais leur IR est plus élevée (SKAZKIN et FEDOROVA, 1961).

De cet ensemble de résultats parfois contradictoires, on peut, semble-t-il, retenir les points suivants :

— les variations de l'humidité du sol influent sur l'IR de manière différente suivant les espèces. Il est probable que, comme l'a montré BRIX (1962), la courbe de variation de l'IR est souvent de forme complexe ; dans de nombreux travaux, le nombre de points déterminés est insuffisant pour traduire l'aspect réel de cette courbe.

— dans beaucoup de cas où l'on a observé une augmentation de l'IR, il y a aussi augmentation de la concentration des glucides solubles (ou de certains d'entre eux), accompagnée ou non de l'appauvrissement en glucides de réserve.

III. — RECHERCHE DES CONDITIONS DE MESURE DE L'IR REPÈRE, CHEZ LES FEUILLES PORTÉES PAR DES PIEDS SOUMIS A LA SÉCHERESSE

Des essais préliminaires ayant montré que les courbes d'émission de CO_2 par les feuilles de pieds soumis à la sécheresse, mises en chambre respiratoire obscure, peuvent différer de celles qui ont été décrites au chapitre II, il fallait rechercher les meilleures conditions pour déterminer l'IR repère dans ce cas.

A) COURBES D'ÉMISSION APRÈS 18 h, 4 h, 1 h et 0 h D'ÉCLAIREMENT PRÉALABLE

a) *Matériel et conditions expérimentales :*

On a utilisé les feuilles de rang 3 de 4 pieds A' , B' , C' , D' , qui ont cessé d'être arrosés le 4-5-60, et de 4 pieds A , B , C , D , constamment alimentés en eau, qui ont servi de témoins. Avant chaque séance, les feuilles de chaque couple (AA' , BB' , etc...) ont été éclairées durant 18 h, 4 h, 1 h et 0 h.

Les courbes respiratoires ont été tracées dans les conditions suivantes d'humidité du sol :

— au voisinage de la capacité au champ, le 4-5-60 ; température : $20,7^{\circ}\text{C}$;

— un peu en-deçà du point de flétrissement permanent ($pF = 4,2$), aucune des feuilles n'étant encore flétrie, le 6-5-60. Température : $20,7^{\circ}\text{C}$;

— au-delà du point de flétrissement permanent, les feuilles étant flétries, les 10 et 13-5-60. Température : $21,5^{\circ}\text{C}$.

b) *Résultats :*

La séance du 4-5-60 n'a servi qu'à contrôler le comportement normal des feuilles A' , B' , C' , D' , les pieds étant bien alimentés en eau.

Le 6-5-60, seules les courbes tracées après 18 h et 4 h d'éclairement se distinguent de celles des feuilles témoins (fig. III.1).

Le 10-5-60, les feuilles des pieds non arrosés sont flétries et fournissent des courbes nettement distinctes de celles des témoins (fig. III.1) : après 18 h d'éclairement la chute initiale se prolonge jusqu'à un niveau très bas ; après les éclairagements courts, la chute initiale très brève est suivie d'une remontée temporaire, assez faible après 4 h, mais spectaculaire après 1 heure. On retrouve une courbe analogue après le séjour à l'obscurité, ce qui est assez inattendu. Le 13-5-60 le flétrissement est plus marqué, mais les courbes concordent avec celles du 10, la remontée étant toutefois plus importante pour les traitements 4 h et 0 h.

c) *Conclusion :*

La mise en chambre respiratoire de feuilles flétries, sans éclairage préalable ou après de courtes durées d'éclairement, provoque une importante augmentation temporaire de l'émission de CO_2 . La valeur physiologique de l'« IR repère » déterminée dans ces conditions est donc incertaine. *Les mesures devront donc être faites après un éclairage assez long*, puisque dans ce cas il n'y a pas d'augmentation temporaire.

Incidemment on a recherché si l'augmentation temporaire constatée résultait d'une sensibilité accrue des feuilles flétries

à une stimulation mécanique effectuée au moment de la mise en chambre.

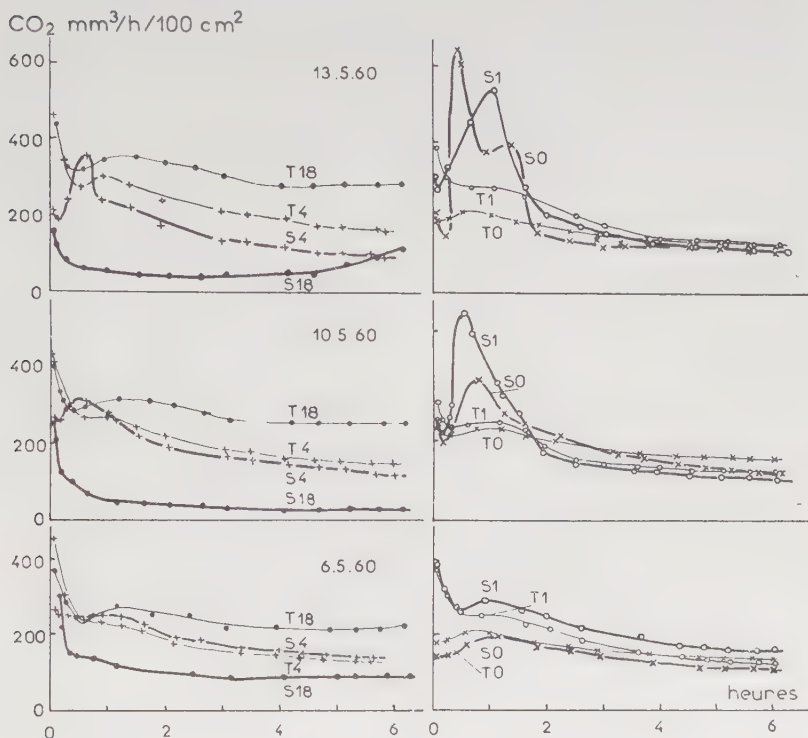


Fig. III.1. — Expérience du 4 au 13-5-60. Courbes respiratoires de feuilles de *P. zonale*. S : feuilles de pieds soumis à la sécheresse. T : feuilles des pieds témoins.

Les chiffres 18, 4, 1, 0, indiquent la durée de l'éclairement préalable (en heures). Pour l'état des feuilles aux différentes dates voir explications dans le texte.

B) RECHERCHE D'UNE STIMULATION DE LA RESPIRATION DES FEUILLES FLÉTRIES PAR ACTION MÉCANIQUE.

Deux pieds M et C flétris et un pied N turgescant, portant deux feuilles opposées de rang 4 ou 5, sont éclairés durant 1 heure, après 22 heures d'obscurité ; mais une feuille de chaque couple reçoit cet éclairage dans une chambre transparente, qui est ensuite recouverte d'une housse opaque, tandis que l'autre feuille le reçoit à l'air libre et est ensuite introduite dans une chambre obscure. Dans les deux cas les courbes respiratoires sont tracées

à partir de la mise à l'obscurité. Température 26,7° C, humidité relative de l'air 65 p. 100.

La différence de traitement ne paraît pas avoir modifié l'émission de gaz carbonique par les feuilles flétries (fig. III.2). Un résul-

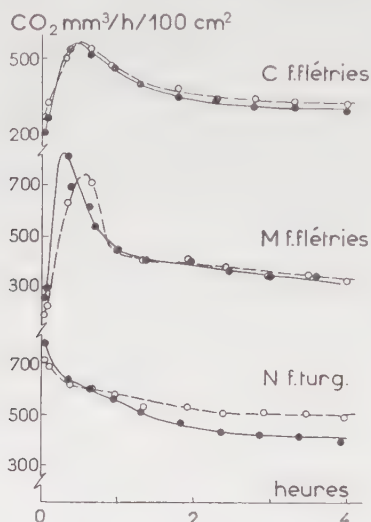


Fig. III.2. — Courbes d'émission de CO₂ de couples de feuilles opposées de *P. zonale*, après un éclaircissement d'1 heure reçu en chambre transparente (○) ou à l'air libre (●).
N : feuilles turgescents. — M, C : feuilles flétries.

tat identique a été obtenu au moyen de la technique utilisée pour des semblables recherches sur les feuilles turgescents (p. 42). Une stimulation mécanique de l'IR des feuilles flétries ne semble donc pas être en cause. Les résultats devront être pris en considération dans l'interprétation générale des courbes respiratoires.

IV. — VARIATIONS DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES FEUILLES DE *P. ZONALE* AU COURS DES VARIATIONS DE L'HUMIDITÉ DU SOL

A) RÉACTIONS RESPIRATOIRES DES FEUILLES DE PIEDS SOUMIS À DE FORTS ÉCARTS DE L'HUMIDITÉ DU SOL

1° Conditions expérimentales.

Dans cette première série d'expériences, sans chercher à mesurer l'humidité du sol, on a imposé aux plantes un traitement très simple :

- 1^{re} phase : le sol est maintenu bien humide.
- 2^e phase : le sol est abandonné au dessèchement.
- 3^e phase (éventuellement) : le sol est abondamment arrosé et à nouveau maintenu humide.

Durant tout ce temps, les séances de mesures quotidiennes permettent de déterminer les variations de l'IR repère d'une ou plusieurs feuilles. Celle-ci est exprimée en pourcentage de l'IR repère des feuilles de rang correspondant de pieds témoins maintenus sur sol humide. Les plantes sont cultivées au laboratoire, à 22°C. Les mesures sont faites à 22°C, après 14 heures d'éclairement.

2° Résultats :

a) *Expérience de février-mars 1959* (fig. III.3) portant sur des feuilles de rangs 4 et 7.

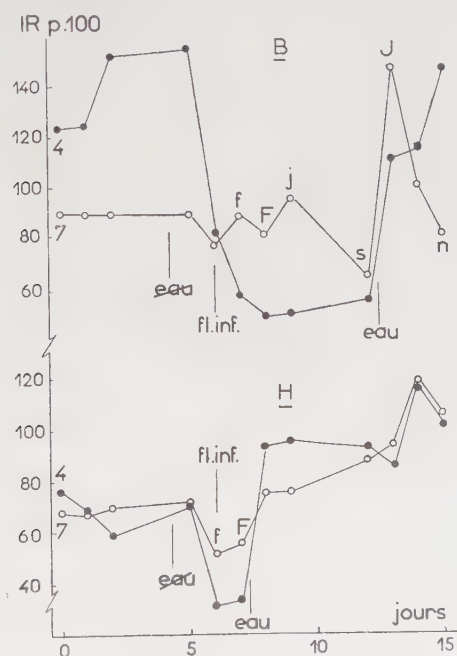


Fig. III.3. — Variations de l'IR repère des feuilles de rangs 4 et 7 de 2 pieds *B* et *H* de *P. zonale*, au cours du dessèchement et à la suite de la réhumectation du sol.

L'IR est exprimée en pourcentage de l'IR des feuilles d'âge correspondant des pieds témoins.

Etat des feuilles en expérience : *f*, flétrissement modéré. *F*, flétrissement accentué. *j*, première tache jaune. *J*, jaunissement complet. *s*, début de dessiccation. *n*, nécroses.

Autres observations : *eau* (barré), cessation des arrosages journaliers ; *eau* : reprise des arrosages. *fl. inf.*, flétrissement des feuilles inférieures.

Le résultat le plus frappant est la chute spectaculaire de l'intensité respiratoire des feuilles jeunes, à partir du moment où les feuilles les plus âgées de la plante commencent à se flétrir ; mais ni à ce moment ni à aucun autre, les feuilles jeunes elles-mêmes ne montrent aucun signe apparent de flétrissement. L'arrosage provoque une remontée non moins spectaculaire de l'intensité respiratoire de ces feuilles. Les feuilles adultes, alors même qu'elles se flétrissent, réagissent beaucoup moins, mais dans le même sens que les feuilles jeunes.

b) *Expérience de mars 1959* (fig. III.4) portant sur des feuilles de rangs 3 et 6. La phase de dessèchement a été allongée grâce à des arrosages ménagés.

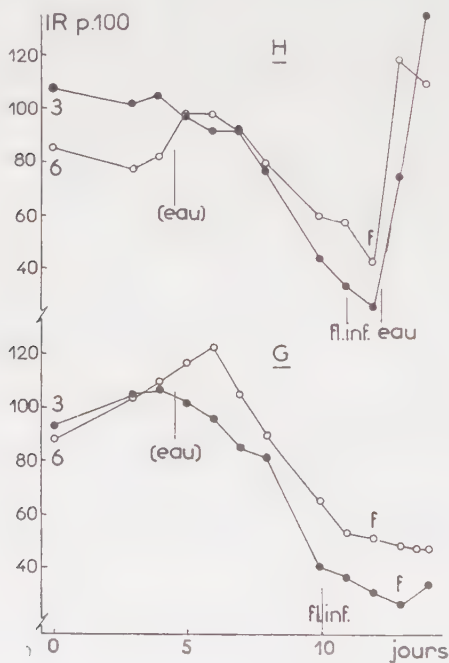


Fig. III.4. — Variations de l'IR repère des feuilles de rangs 3 et 6 de 2 pieds *G* et *H* de *P. zonale*, au cours du dessèchement et à la suite de la réhumectation du sol. L'IR est exprimée en pourcentage de l'IR des feuilles témoins. (eau) : arrosages journaliers réduits. Autres symboles comme pour la fig. III.3.

L'intensité respiratoire des feuilles jeunes (rang 3) commence à décroître dès qu'on réduit l'arrosage. Elle est déjà très basse

quand les feuilles les plus âgées de chaque pied commencent à se flétrir.

Les feuilles adultes (rang 6) réagissent plus tardivement ; toutefois leur IR a déjà décrû considérablement quand la plante commence à se flétrir (au niveau des feuilles les plus âgées). La diminution de l'intensité respiratoire de ces feuilles est beaucoup plus importante que celle des feuilles adultes de l'expérience précédente ; mais celles-ci étaient un peu plus âgées (rang 7).

c) *Expérience d'avril 1959* (fig. III.5) portant sur les feuilles de rangs 3, 6 et 10 de 2 pieds B et J. Cette expérience était desti-

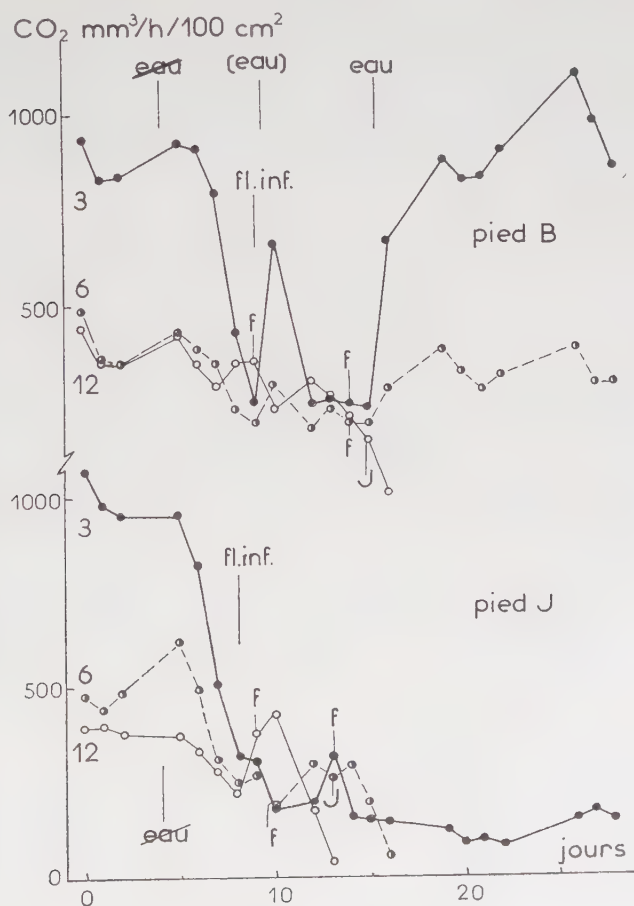


Fig. III.5. — Même expérience que pour la fig. III.4. Feuilles de rangs 3, 6 et 12. On n'a pas utilisé de feuilles témoins.

née à vérifier l'existence d'une crise respiratoire précédant la mort par dessiccation. Le sol du pied *J* a été abandonné au dessèchement ; celui du pied *B* a été maintenu au voisinage du point de flétrissement permanent, puis ramené à une humidité élevée. Il n'a pas été possible d'utiliser de témoins.

Une crise respiratoire précédant la mort est présente sur les courbes des 3 feuilles du pied *J* ; elle est moins nette sur la courbe de la feuille *B* 12. Les feuilles *B* 3 et *B* 6 commencent aussi à jaunir, sans manifester de crise respiratoire. Le jaunissement s'arrêtera quand la plante sera arrosée.

3° Conclusions :

Quand le sol se dessèche, l'IR des feuilles décroît, d'autant plus qu'elles sont plus jeunes. Cette diminution peut précéder le flétrissement si le dessèchement est assez lent. La réhumectation du sol provoque le retour de l'IR au voisinage de sa valeur initiale. La mort des feuilles par dessiccation est habituellement précédée d'une crise respiratoire.

B) RÉACTIONS RESPIRATOIRES DES FEUILLES AUX VARIATIONS CONTROLÉES DE L'HUMIDITÉ DU SOL.

1° Principes :

Les expériences précédentes suggèrent que l'IR des feuilles peut réagir à une diminution de l'humidité du sol n'atteignant pas le point de flétrissement permanent. Pour le vérifier, il faut mesurer à la fois l'IR des feuilles et l'humidité du sol.

Pour le sol utilisé, le taux d'humidité est de 21 p. 100 à la capacité au champ, et de 10,5 p. 100 au point de flétrissement permanent (1).

Pour obtenir des résultats aussi nets que possible, on a fait varier l'humidité du sol par paliers successifs, durant chacun une semaine environ ; on peut ainsi effectuer plusieurs mesures de l'intensité respiratoire d'une même feuille pour une même valeur de l'humidité du sol.

2° Mesure et contrôle de l'humidité du sol.

a) Mesure :

On peut prendre des échantillons de terre fine et les laisser séjourner à l'étuve à 100 - 105°C jusqu'à poids constant (24 heures). Mais la capacité des pots ne permet de prendre qu'un petit nombre d'échantillons.

(1) Ces valeurs ont été déterminées par M. HALLAIRE ; qu'il en soit bien vivement remercié.

Le poids d'une quantité donnée de terre est évidemment une fonction linéaire de son taux d'humidité. On peut donc suivre les variations de l'humidité du sol par de simples pesées des pots (en négligeant les variations de poids de la plante), à condition de déterminer deux des points de la droite représentative. Les prises d'échantillons ne sont donc nécessaires que pour déterminer ces deux points. Le premier est déterminé quand le sol est saturé d'eau (au début de l'expérience), l'autre quand le sol est sec.

b) *Contrôle* :

— en gardant constamment une petite quantité d'eau dans une soucoupe placée sous le pot, on assure la constance de l'humidité du sol à un niveau un peu supérieur à la capacité au champ.

— pour les valeurs inférieures à ce niveau on ne peut assurer la constance que de l'humidité globale de la terre contenue dans le pot : il faut se contenter de compenser régulièrement les pertes d'eau de façon à ramener le poids toujours à la même valeur. L'humidité du sol varie ainsi entre un minimum et un maximum.

3° *Résultats* (fig. III.6) :

On a mesuré quotidiennement, à 19° C, après 17 heures d'éclairement, l'IR repère des feuilles de rangs 3, 4 et 7, de 2 pieds *A* et *B* et d'un témoin *T* maintenu à l'humidité constante, cultivés au laboratoire.

Les additions quotidiennes d'eau étaient faites après les séances de mesures ; l'IR repère était donc mesurée chaque jour au moment où l'humidité du sol était minimum. L'humidité a été maintenue une semaine au dessus de la capacité au champ, une semaine entre la capacité au champ et le point de flétrissement permanent, une ou deux semaines à différents niveaux inférieurs à ce point, puis à nouveau augmentée.

Comme dans les expériences précédentes les feuilles réagissent d'autant moins qu'elles sont plus âgées ; tout abaissement de l'humidité du sol entraîne une diminution de l'intensité respiratoire ; les feuilles âgées présentent rapidement la crise respiratoire qui précède la mort.

Le fait le plus notable est l'influence des variations de l'humidité du sol qui se produisent au dessus du pourcentage de flétrissement permanent. Entre la 1^{re} et la 2^e semaine le sol des plantes *A* et *B* passe d'une humidité supérieure à la capacité au champ à une humidité comprise entre la capacité au champ et le pourcentage de flétrissement permanent ; en même temps l'IR des feuilles adultes (rang 4) diminue d'environ 20%, l'IR de la feuille 4 du pied témoin *T* reste constante. L'IR des feuilles jeunes (rang 3) qui s'est abaissé régulièrement durant la 1^{re} semaine (phénomène

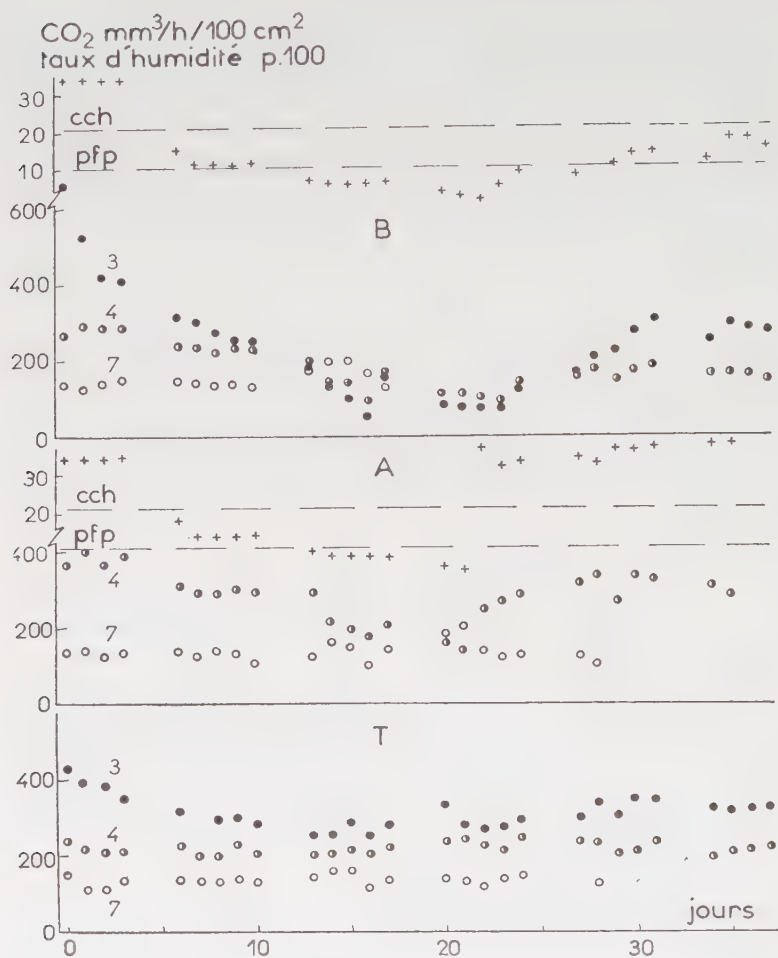


Fig. III.6. — Variations de l'IR repère des feuilles de rangs 3, 4, 7 de 2 pieds A et B de *P. zonale* cultivés sur sol dont l'humidité globale minimum (+) est maintenue à différents niveaux, et d'un pied témoin T cultivé sur sol dont l'humidité est maintenue constante et supérieure à la capacité au champ. pfp, cch : voir fig. III.7.

normal durant la croissance) continue à décroître, et elle diminue plus chez la plante B que chez la plante témoin T. Durant tout ce temps on n'observe jamais de flétrissement des feuilles, même des plus âgées. L'IR des feuilles jeunes et adultes des plantes A et B diminue encore la semaine suivante quand l'humidité du sol s'abaisse au-dessous du point de flétrissement permanent.

4^o Conclusion

Les résultats précédents, confirmés par ceux de deux autres expériences, montrent que *l'intensité respiratoire des feuilles jeunes et adultes diminue quand l'humidité du sol tombe au-dessous de la capacité au champ, sans atteindre le pourcentage de flétrissement permanent, les plantes restant tout entières turgescentes.*

C) RECHERCHES SUR LES VARIATIONS DE L'ÉTAT HYDRIQUE DES FEUILLES

1^o Principe.

Les recherches précédentes ayant révélé des différences de comportement respiratoire en fonction de l'âge des feuilles, on a étudié comparativement les variations de l'état hydrique de feuilles jeunes et âgées au cours du dessèchement du sol.

L'état hydrique peut être exprimé par le rapport $E/E_t \times 100$, ou E est la quantité d'eau contenue dans une feuille, et E_t la quantité d'eau dans la même feuille amenée à l'état de turgescence complète. Ce rapport, appelé « *turgescence relative* », a été déterminé sur des disques découpés dans les feuilles et saturés par flottage sur eau distillée (WHEATHERLEY, 1950).

2^o *Mesure des variations de la turgescence relative au cours du flétrissement des feuilles de P. zonale.*

a) Organisation de l'expérience :

8 pieds, cultivés en pots au laboratoire à 22-24°C, ont été éclairés 16 heures par jour. L'humidité du sol a d'abord été maintenue constante au-dessus de la capacité au champ ; puis les pots ont été définitivement abandonnés au dessèchement. Les variations de l'humidité du sol ont été suivies par pesée des pots. On a régulièrement prélevé 2 disques de 1 cm de diamètre sur 12 feuilles de rang 3 (jeunes) et 12 feuilles de rangs 7 à 9 (âgées), toujours les mêmes. Les prélèvements ont toujours eu lieu à la fin de la période journalière d'éclairement, avant l'extinction des lampes.

b) Résultats :

Sur la fig. III.7 sont portées les courbes de variation de l'humidité du sol, de la turgescence relative, ainsi que de la quantité d'eau E au moment du prélèvement, et de la quantité d'eau E_t à l'état de turgescence complète, contenues dans 12 disques de 1 cm de diamètre.

Les remarques suivantes peuvent être faites :

1) feuilles jeunes (rang 3) : la décroissance de la turgescence relative, qui se produit dès le début du flétrissement, semble s'effectuer en 2 phases

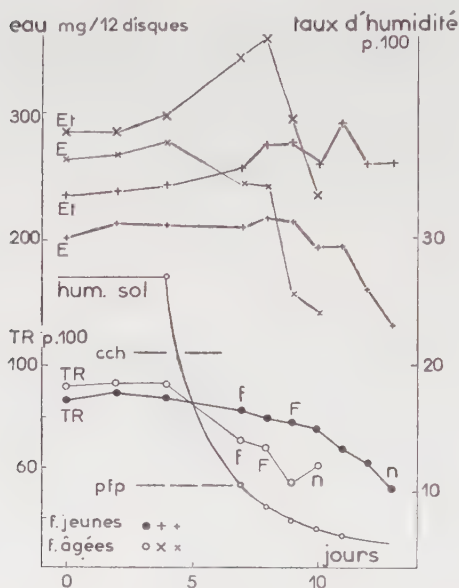


Fig. III.7. — Variations de la turgescence relative de feuilles jeunes et âgées de *P. zonale* au cours du dessèchement du sol.

E : eau contenue dans les disques au moment du prélèvement. — E_t : eau contenue dans les disques à l'état pleinement turgescents. — f : flétrissement modéré. — F : flétrissement accentué. — n : nécrose. — cch : capacité au champ. — pfp : pourcentage de flétrissement permanent.

— d'abord une décroissance lente, qui n'est pas due à la diminution de la quantité d'eau au moment du prélèvement (E), laquelle reste constante, mais à l'augmentation de la quantité d'eau à l'état de turgescence complète (E_t).

— puis une décroissance rapide, contemporaine du jaunissement, pendant laquelle E_t reste constant, alors que E diminue fortement.

2) Feuilles âgées (rangs 7 à 9) : sur la plante bien alimentée en eau, ces feuilles sont notablement plus riches en eau que les feuilles jeunes ; leur poids sec est légèrement inférieur. La décroissance de la turgescence relative est beaucoup plus rapide : l'examen des courbes montre en effet que dès le début du flétrissement E_t augmente fortement, pendant que E décroît ; puis ces 2 quantités décroissent simultanément.

c) Conclusions :

La turgescence relative décroît plus vite chez les feuilles âgées que chez les feuilles jeunes (Cf : ČATSKÝ, 1962). En ce qui concerne

l'IR c'est l'inverse ; l'IR des feuilles jeunes décroît plus que celle des feuilles âgées.

De toute façon on peut se demander si la perte d'eau, se produisant dans des délais relativement longs, est la cause directe des variations d'IR constatées. Aussi a-t-on effectué des recherches, décrites ci-dessous, où une perte d'eau rapide a été imposée à des feuilles soit attachées soit détachées.

V. — VARIATIONS DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DE FEUILLES DE *P. ZONALE* SOUMISES A DES PERTES D'EAU RAPIDES

A) EXPÉRIENCES SUR DES FEUILLES DÉTACHÉES

1° Conditions expérimentales :

En vue d'obtenir une reproductibilité satisfaisante la perte d'eau par les feuilles a été provoquée dans des conditions déterminées : des feuilles adultes ont été détachées et leur pétiole plongé dans des solutions de mannitol, de concentrations comprises entre 0,00 et 0,30 M. Le mannitol est très lentement absorbé par les cellules (THIMANN, LOOS et SAMUEL, 1960), c'est donc un bon agent osmotique. Après un séjour de quelques heures à l'obscurité, les feuilles ont été éclairées durant 17 heures ; puis on a tracé leur courbe respiratoire durant 6 heures de la manière habituelle. Un flétrissement de plus en plus marqué se manifestait à partir de la concentration 0,01 M. Pour des concentrations supérieures à 0,30 M, les feuilles manifestent des nécroses profondes accompagnées d'exsudations de mannitol sur le pourtour des limbes.

L'expérience a été répétée 3 fois avec de légères variantes quant aux concentrations utilisées. A la fin de l'une des expériences on a déterminé la « turgescence relative » des feuilles par la méthode de WEATHERLEY (1950).

2° Résultats :

Sur chaque courbe respiratoire on a sélectionné les valeurs de l'IR repère et de l'IR après 6 heures. Ces valeurs ont été portées sur les graphiques de la fig. III.8. Les deux courbes sont très semblables quoique d'ordonnées décalées.

Si l'on néglige le petit accident manifesté dans chacune des 3 expériences pour la concentration 0,01 M, qui n'est peut être pas significatif, on voit que l'IR augmente rapidement quand la concentration augmente de 0,00 à 0,02 M, puis beaucoup plus lentement jusqu'à 0,20 M ; les deux valeurs obtenues pour la concentration de 0,30 M suggèrent une décroissance.

Les variations de l'IR sont grossièrement symétriques de celles de la turgescence relative, du moins jusqu'au maximum de l'IR, ce qui indique entre les deux grandeurs une corrélation négative.

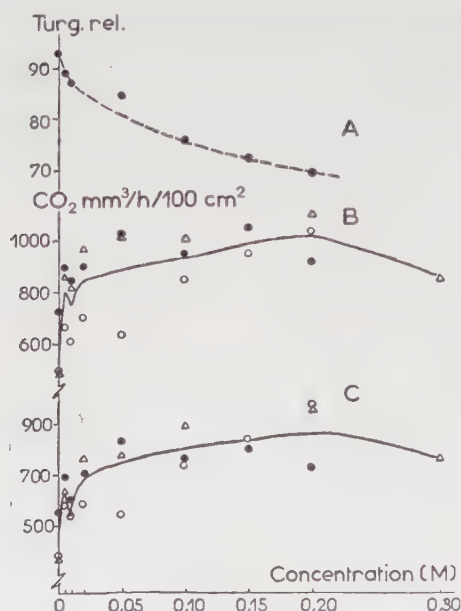


Fig. III.8. — Feuilles de *P. zonale* ayant absorbé des solutions de mannitol à différentes concentrations (voir explications dans le texte).

A : turgescence relative. — B : IR repère. — C : IR mesurée après 6 heures en chambre respiratoire.

Les 3 figurés correspondent à des expériences successives sur des feuilles différentes.

B) INFLUENCE DE VARIATIONS RAPIDES DE LA TENSION DE L'EAU DANS LE MILIEU DE CULTURE SUR L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES FEUILLES ATTACHÉES

1° On désire étudier les variations de l'IR qui se produisent dans les feuilles attachées à la suite de changements de l'état hydrique très rapides. La culture sur milieu liquide s'imposait. On peut alors se contenter de drainer complètement le milieu de culture (HENCKEL et TSVETKOVA, 1960) ; toutefois l'assèchement n'est pas instantané. On peut aussi remplacer rapidement la solution nutritive par une solution de pression osmotique plus élevée. Les substances employées doivent être très peu absorbées par les racines et sans action sur le métabolisme. Le mannitol peut être utilisé à ce titre (ALLSOPP, 1955) ; cependant, étant faiblement absorbé par les racines, il ne convient pas pour les expériences de longue durée (GROENWEGEN et MILLS, 1960). Dans ce type d'expériences, des polyéthylène-glycols de divers poids moléculaires ont été trouvés satisfaisants (JANES, 1961 ; LAGERWERFF, OGATA

et EAGLE, 1961) ; toutefois JACKSON (1962) signale qu'à de très faibles concentrations, ces corps inhibent la croissance des poils absorbants. Le chlorure de sodium a également été utilisé (NIE-MAN, 1962) ; mais dans ce cas, il devient difficile d'attribuer les résultats à l'action de la pression osmotique ou à un effet spécifique ou une « respiration de sels ».

Les expériences prévues devant être de courte durée (quelques heures) il a été décidé d'utiliser le mannitol.

2° Technique ;

Les plantes ont été cultivées plusieurs mois à l'avance, dans des bœchers de polyéthylène, sur du sable (grains de 2 mm). La solution nutritive contenait : NO_3K , 282 ppm ; $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$, 183 ppm ; $(\text{PO}_4\text{H}_2)_2\text{Ca.H}_2\text{O}$, 41 ppm ; $\text{SO}_4\text{Mg.7H}_2\text{O}$, 43 ppm, et des oligo-éléments (formules d'après CHOUARD).

Pour les expériences, les plantes étaient placées au laboratoire ; on maintenait alors le liquide à un niveau constant dans les récipients en les mettant en communication avec un réservoir d'eau distillée. Au moment voulu le drainage de la solution et son remplacement par une solution de mannitol, avec les rinçages nécessaires, étaient effectués en moins d'une minute. Cette opération était faite en général, 2 heures 30 à 3 heures après le début des mesures. L'opération inverse, nécessitant le rinçage par plusieurs litres d'eau distillée, était un peu plus longue. L'eau distillée et les solutions de mannitol étaient à la température du laboratoire.

On a utilisé une solution de mannitol 0,5 M, ayant donc, à 20°C, une pression osmotique de 12 atm. ce qui, d'après les éléments de calcul indiqués par HALLAIRE (1956) correspond à un pF de 4,1, très voisin de celui du point de flétrissement permanent (pF=4,2). Effectivement des plantes irriguées par cette solution se sont flétries, même à l'obscurité.

Chaque expérience a comporté l'usage de feuilles témoins, de même rang que les feuilles soumises à la sécheresse. On a pu ainsi calculer, lors de chaque mesure, le pourcentage d'augmentation ou de diminution de l'IR par rapport à la valeur qu'elle aurait eue en l'absence de traitement : soit à un moment donné I la valeur de l'intensité respiratoire de la feuille soumise à l'expérience, I_1 celle de la feuille témoin ; on calcule les rapports I/I_1 pour les mesures faites avant l'application du traitement ; soit M la moyenne de ces rapports. Si le traitement n'était pas appliqué, I serait égal à tout instant à $M.I_1$; comme il n'en est rien, on évalue le pourcentage

$$\frac{I}{M.I_1} \times 100$$

3^o Résultats (fig. III.9) :

4 plantes sont éclairées 24 heures à l'avance puis durant l'expérience, les feuilles servant aux mesures respiratoires (feuilles 5 et 6) se trouvant alors, bien entendu, dans leurs chambres obscures. Une plante *F* sert de témoin, 3 plantes *D*, *E*, *G* sont soumises au traitement par la solution de mannitol. Ces 3 plantes se flétrissent ; l'une d'elle (*E*) est irriguée à l'eau distillée 19 heures plus tard, mais ne reprend pas sa turgescence. Après l'expérience, les plantes seront à nouveau cultivées sur la solution nutritive, mais aucune ne reprendra.

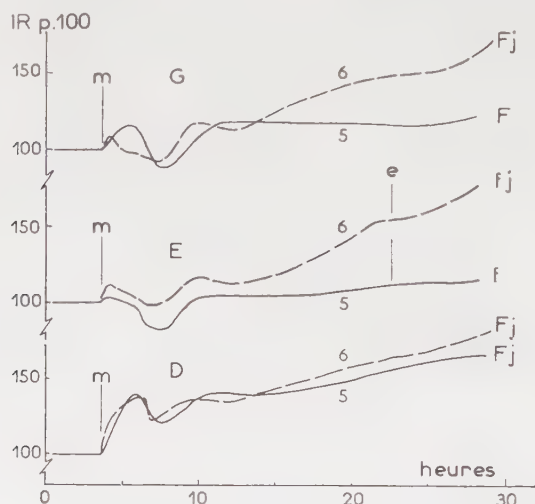


Fig. III. 9. — Courbes respiratoires des feuilles de rangs 5 et 6 de 3 pieds *D*, *E*, *G*, de *P. zonale*, dont le milieu de culture est remplacé par une solution de mannitol 0,5 M (*m*) puis pour le pied *E* par de l'eau distillée (*e*). L'IR est évaluée en pourcentage de la valeur probable en l'absence de traitement (voir explications dans le texte). Plantes éclairées, à l'exception des feuilles servant aux mesures. Température 21°C. Etat des feuilles à l'ouverture des chambres : *f* : flétrissement modéré ; *F* : flétrissement accentué ; *j* : début de jaunissement.

Le tracé initial des courbes est assez complexe : à la suite du traitement par le mannitol, l'IR augmente (très peu dans 2 cas), passe par un maximum, subit une oscillation en sens inverse pour atteindre à nouveau, 6 heures environ après le traitement, une valeur égale ou un peu supérieure au maximum précédemment atteint. A partir de ce moment l'augmentation peut reprendre et mener à des valeurs élevées (180 % de l'IR normale en fin d'expérience) : dans ce cas la feuille manifeste, à la fin de l'expérience,

un début de jaunissement. Sur le pied *D*, les 2 feuilles utilisées ont subi ce sort ; sur les pieds *E* et *G*, l'une des deux seulement, la plus âgée dans les deux cas. Ou bien l'IR se stabilise, avec seulement une légère tendance à l'augmentation : dans ce cas la feuille est encore entièrement verte à la fin de l'expérience, ce qui ne l'empêchera pas de jaunir par la suite.

C) CONCLUSION

Les pertes d'eau rapides subies par les feuilles de P. zonale provoquent une augmentation de l'IR. La diminution d'IR, constatée en cas de dessèchement lent du sol (paragraphe IV) paraît donc être une conséquence indirecte de la perte d'eau.

On sait que le dessèchement du sol agit sur l'intensité de la photosynthèse (SCHNEIDER et CHILDERS, 1941 ; BRIX, 1962 ; ASHTON, 1956 ; UPCHURCH et coll., 1955 ; HAGAN et coll., 1957 ; OKANENKO et POCHINOK, 1959) qui diminue considérablement : la concentration des substances utilisées normalement par la respiration, c'est-à-dire surtout des glucides, peut alors s'abaisser et devenir limitante pour l'intensité respiratoire (cf. PETINOV, 1954).

Il fallait évidemment étudier ce problème dans des conditions identiques à celles des mesures respiratoires (paragr. VI).

VI. — DOSAGES DE GLUCIDES DANS LES FEUILLES DE *P. ZONALE* AU COURS DU DESSÈCHEMENT DU SOL

1° Conditions expérimentales:

Les analyses ont porté sur les sucres solubles réducteurs et non réducteurs, et sur l'amidon.

19 pieds de *P. zonale* ont été placés au laboratoire à 22°C, et éclairés chaque jour durant 16 heures. Du 3 au 9-7 tous sont maintenus sur sol saturé d'eau. Du 9 au 16 on abandonne 15 pieds à la sécheresse, 4 autres servant de témoins ; du 16 au 25, l'irrigation est rétablie pour tous les pieds.

Les prélèvements ont toujours été faits à la fin de la période journalière d'éclairement. Ils sont portés sur les feuilles de rangs 1 et 4 (rangs repérés le 6-7 et comptés à partir du sommet). Pour chaque analyse on a prélevé un limbe entier, dont la surface a été soigneusement mesurée. Les résultats des dosages ont été rapportés à 100 cm² de surface foliaire. Ce mode d'échantillonnage peu satisfaisant, imposé par des considérations pratiques (la place disponible au laboratoire ne permettant la culture que d'un petit nombre de plantes), est la cause d'une variabilité parfois considérable des résultats (surtout en ce qui concerne les teneurs en amidon). Toutefois, le sens des variations des teneurs, pour les différentes substances dosées, ne fait aucun doute.

2^o Résultats (fig. III.10) :

Chez les plantes témoins, turgescentes durant toute l'expérience, les feuilles jeunes contiennent à peu près autant de sucres réducteurs que les feuilles adultes, mais elle sont plus riches en sucres non réducteurs, et beaucoup plus riches en amidon.

Examinons maintenant les effets du dessèchement du sol :

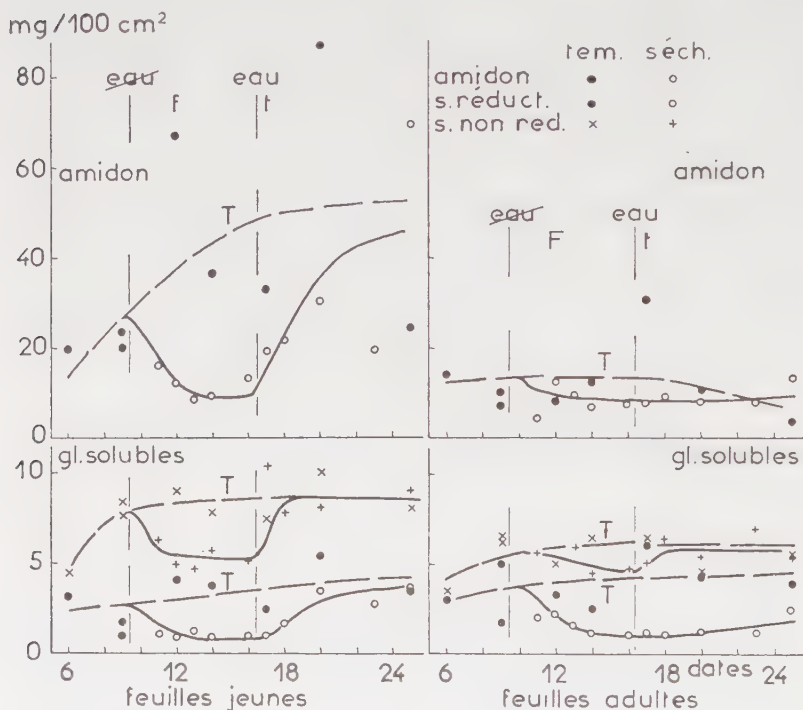


Fig. III.10. — Variations des concentrations en glucides de feuilles de *P. zonale* portées par des pieds soumis à la sécheresse (*eau* barré), puis ré-arrosés (*eau*) et de feuilles de pieds témoins bien alimentés en eau. A droite : feuilles adultes. A gauche : feuilles jeunes. En haut : amidon. En bas : sucres solubles.

f : flétrissement modéré. — *F* : flétrissement accentué. — *t* : retour à l'état turgescent. — *T* : pieds témoins maintenus sur sol humide.

— chez les feuilles jeunes : les concentrations de tous les glucides dosés diminuent significativement. La diminution paraît s'amorcer avant que le flétrissement se manifeste.

— chez les feuilles adultes, on observe une diminution significative de la teneur en sucres réducteurs, aussi importante que

chez les feuilles jeunes. Pour les sucres non réducteurs et l'amidon, la diminution est beaucoup plus faible que chez les feuilles jeunes.

Lorsqu'on arrose à nouveau le sol, on observe les modifications suivantes :

— chez les feuilles jeunes les concentrations de tous les glucides dosés augmentent et atteignent des valeurs voisines de celles des feuilles témoins ; toutefois le retour à la valeur normale se fait en 1-2 jours pour les sucres non réducteurs ; pour les réducteurs et l'amidon le délai est plus long.

— chez les feuilles âgées, la teneur en sucres non réducteurs, qui avait décrû d'une manière à peine significative, atteint très rapidement la valeur normale comme chez les feuilles jeunes ; la teneur en amidon l'atteint beaucoup plus lentement ; la teneur en sucres réducteurs, 9 jours après la reprise de l'irrigation, est encore très inférieure à celle des feuilles témoins.

3^e Discussion :

Le métabolisme glucidique, tout comme la respiration, paraît moins perturbé par les variations d'humidité du sol chez les feuilles adultes que chez les feuilles jeunes. En outre, l'appauvrissement en amidon n'est pas accompagné d'une accumulation de sucres solubles, au contraire. Les variations observées peuvent être dues en grande partie à des modifications de l'activité photosynthétique.

Le problème à discuter est le suivant : les résultats obtenus s'accordent-ils avec l'hypothèse suivant laquelle, dans les feuilles de plantes soumises à la sécheresse, la concentration des substrats respiratoires glucidiques, devient le facteur limitant de l'IR ?

Rappelons que chez les feuilles jeunes de *P. zonale*, quand le sol atteint le pourcentage de flétrissement permanent, l'IR décroît jusqu'à atteindre 25 p. 100 (et parfois moins) de sa valeur normale ; l'influence de la sécheresse est d'autant moins forte que les feuilles sont plus âgées. A la suite de la réhumectation complète du sol, l'IR revient à sa valeur initiale en 1 ou 2 jours.

La considération de ce dernier délai suggère déjà l'impossibilité d'une limitation de l'IR par la concentration en sucres réducteurs (fig. III.10) ; on remarque surtout que la sécheresse provoque une égale diminution de ces sucres chez les feuilles adultes et chez les feuilles jeunes, alors que l'abaissement de l'IR est différent suivant l'âge.

Les courbes de variation des concentrations en amidon, et surtout en sucres non réducteurs, coïncident au contraire assez étroitement avec les courbes respiratoires (voir par ex. fig. III.1) et dépendent comme ces dernières de l'âge des feuilles. En particulier on note que les teneurs en sucres non réducteurs rejoignent

leur valeur normale, à la suite de l'arrosage, dans le même délai que l'IR.

Le rôle de facteur limitant de l'IR joué, durant la sécheresse, par la concentration en sucres non réducteurs (saccharose) et peut-être aussi en amidon, est donc assez plausible. Cette conclusion devra, bien entendu, être confrontée à celle des recherches faites sur les feuilles turgescents (chap. IV).

VII. — CONCLUSIONS

Quand on soumet à la sécheresse du sol des pieds de *Pelargonium zonale*, l'IR des feuilles décroît d'autant plus qu'elles sont plus jeunes. L'arrosage du sol a l'effet inverse. Ces variations de l'IR paraissent dues en partie aux modifications des teneurs en glucides (amidon et surtout saccharose). Il s'agit donc probablement d'un effet indirect de la sécheresse ; les pertes d'eau rapides imposées à des feuilles attachées ou détachées provoquent au contraire une augmentation de l'IR.

L'IR des feuilles est sensible aux variations de l'humidité du sol même en l'absence de flétrissement.

La sécheresse est susceptible, en particulier chez les feuilles âgées, de déclencher un processus physiologique comportant une crise respiratoire et entraînant le jaunissement et la chute des feuilles.

Les feuilles attachées de *P. zonale* se comportent donc, à peu de choses près, comme celles du Pommier (CARLIER, 1961).

CHAPITRE IV

RELATIONS ENTRE LA TENEUR EN GLUCIDES ET L'INTENSITE RESPIRATOIRE

Les recherches décrites au chap. II ont démontré quelques effets de la durée de l'éclairement préalable sur l'intensité respiratoire des feuilles attachées placées à l'obscurité. Comme l'influence constatée se prolonge pendant un temps considérable, il était légitime de penser qu'il s'agissait, en fait, d'effets dus à la disponibilité de plus ou moins grandes quantités de produits de la photosynthèse. Il fallait donc rechercher comment variaient, dans des conditions expérimentales identiques à celles des mesures respiratoires, les concentrations des différents glucides que l'analyse permet de distinguer. Ce travail a été effectué sur *Pelargonium zonale*.

I. — REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

RABINOVITCH (1945) a rassemblé les résultats obtenus par divers auteurs en comparant l'IR des feuilles détachées avant et après l'exposition à la lumière : suivant les cas, la stimulation va de 0 à près de 200 p. 100.

Chez les feuilles vertes, le substrat respiratoire principal est glucidique : au voisinage de 20°C, le CO₂ dégagé par des feuilles détachées placées à l'obscurité provient exclusivement des glucides durant 24 à 100 heures, suivant les espèces (DELEANO, 1912 ; YEMM, 1935 ; KROTKOV, 1939 ; MOYSE, 1950*b* ; PORTER, MARTIN et BIRD, 1959 ; PANTELEEV, 1960). Ensuite la contribution d'autres substrats, surtout protéiques, devient importante, ce qui est aussi le cas dès le début de l'obscurité chez quelques espèces (WOOD, CRUISHANK et KUCHEL, 1943).

On sait depuis PALLADINE (1893) que l'enrichissement artificiel des feuilles en sucres (glucose, fructose, saccharose) augmente l'intensité respiratoire (PORTER et MAY, 1955 ; VITTORIO, KROTKOV et REED, 1955 ; MACLACHLAN et PORTER, 1961). L'utilisation respiratoire du glucose fourni est le fondement de la méthode des rapports C₆/C₁ (BLOOM et STETTEN, 1953) qui consiste à

étudier la contribution des différents atomes de C de la molécule de glucose radioactif à la formation du CO_2 ; cette méthode a été appliquée aux feuilles par GIBBS et BEEVERS (1955), LUŠTINEC et coll. (1962), ROSS, WIEBE et MILLER (1962), DALY, KRUPKA et BELL (1962). En fait, on ne retrouve immédiatement sous forme de C^{14}O_2 qu'une petite fraction du C^{14} glucose absorbé (BIDWELL, KROTKOV et REED, 1955 ; PORTER et MAY, 1955).

Y a-t-il une relation quantitative entre la valeur de l'IR et la concentration des glucides dans les tissus ? D'après YEMM (1935), chez les feuilles d'Orge détachées, à l'obscurité, l'IR est proportionnelle à la teneur en glucides totaux durant 24 heures. Chez le Blé, dans les mêmes conditions, les quantités de sucres disparaissant chaque jour sont proportionnelles à leur concentration (KROTKOV, 1939). Chez le Dahlia, l'IR augmente avec la teneur en sucres quand la synthèse d'amidon est inhibée par un excès de bore (SCOTT, 1960). Inversement GREGORY et SEN (1937) et RICHARDS (1938) trouvent que l'IR des feuilles d'Orge est en corrélation avec la teneur en azote, non en glucides. Chez le Tabac, PORTER et coll. (1959) estiment que l'IR et la vitesse de disparition de l'amidon sont largement indépendantes. MOYSE (1950a) fournit du glucose à des feuilles de Blé : leur IR croît puis reste constante à un niveau élevé, pendant que la teneur en saccharose continue à croître ; la teneur en glucides n'est donc pas le seul facteur qui détermine la valeur de l'IR. Le même auteur (1950b) pense qu'en cas de richesse ou de carence glucidique, l'IR est en corrélation avec la teneur en protéines, constituant soit le substrat enzymatique, soit le substrat oxydable, alors qu'entre ces extrêmes, l'IR est en corrélation avec la teneur en substrat respiratoire, qui est en général glucidique.

II. — EXPÉRIENCE DE FOURNITURE DE GLUCOSE A DES FEUILLES DE *PELARGONIUM ZONALE*

a) Conditions expérimentales :

8 feuilles adultes sont détachées et conservées dans les chambres respiratoires, à 21°C, le pétiole plongeant dans l'eau distillée. La respiration est mesurée de la manière habituelle (une mesure toutes les trente minutes). Deux feuilles ne subissent aucun autre traitement et servent de témoins. Pour les autres on remplace, au bout d'une nuit, l'eau distillée par des solutions de glucose de concentrations échelonnées (0,05 M à 0,30 M). On poursuit les mesures durant 48 heures. Toutefois pour deux des feuilles la solution de glucose est remplacée par de l'eau distillée après 24 heures.

b) Résultats (fig. IV.1) :

La valeur obtenue à chaque mesure a été évaluée en pourcentage de la valeur probable en l'absence de traitement (le mode de calcul a été expliqué p. 65). Chaque courbe comporte une première portion ascendante, un maximum plus ou moins aplati, enfin une portion sub-horizontale, très lentement décroissante ; si l'on interrompt la fourniture de glucose, la courbe rejoint l'ordonnée 100 en 16 heures environ. La pente de la portion ascendante semble plus forte quand les concentrations sont plus élevées.

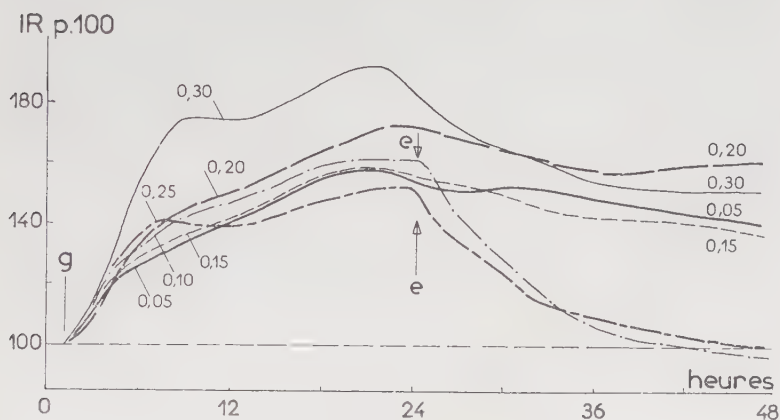


Fig. IV.1. — Variation de l'IR de feuilles de *P. zonale*, préalablement conservées à l'obscurité, à la suite de la fourniture (g) de solutions de glucose à différentes concentrations, puis, éventuellement, du remplacement de ces solutions par de l'eau distillée (e).

Les chiffres indiquent la concentration moléculaire des solutions. L'IR est exprimée en pourcentage de la valeur qu'on pourrait attendre en l'absence de traitement (voir explication dans le texte).

Mais la concentration paraît être sans influence sur le niveau de la portion sub-horizontale. L'écart important constaté pour la concentration la plus élevée (0,30 M) semble dû à une variation individuelle.

Ainsi, comme il fallait s'y attendre, l'IR des feuilles de *P. zonale* peut être augmentée par la fourniture de glucose, l'augmentation étant cependant limitée par la capacité des systèmes enzymatiques intéressés, conformément à l'hypothèse de MOYSE (1950a). Mais cela n'établit pas le rôle des glucides dans la détermination de l'IR en conditions physiologiques normales ; ce rôle ne pouvait être précisé que par des dosages effectués sur des feuilles placées dans ces conditions.

III. — DOSAGES DE GLUCIDES DANS LES FEUILLES ATTACHÉES DE *PELARGONIUM ZONALE*

1° VARIATIONS DES TENEURS EN GLUCIDES DE FEUILLES ATTACHÉES DURANT L'ÉCLAIREMENT :

9 pieds de *Pelargonium zonale* sont placés à l'obscurité à 20°C, durant 24 heures. Dans le limbe des feuilles adultes de rangs 3, 4, 5 (comptés à partir du bourgeon) on prélève alors, au moyen d'un emporte-pièce, des disques de 1 cm de diamètre que l'on compte exactement ; on éclaire alors la plante de la manière habituelle (voir chap. I, p. 23). On fait de nouveaux prélèvements 1 heure, 3 heures, 6 heures et 24 heures après le début de l'éclairement. L'expérience a été répétée 2 fois. Les concentrations des différentes fractions glucidiques ont été exprimées en mg de glucose pour 100 disques (soit 78,5 cm²). L'examen des courbes de la fig. IV.2 permet de faire les remarques suivantes :

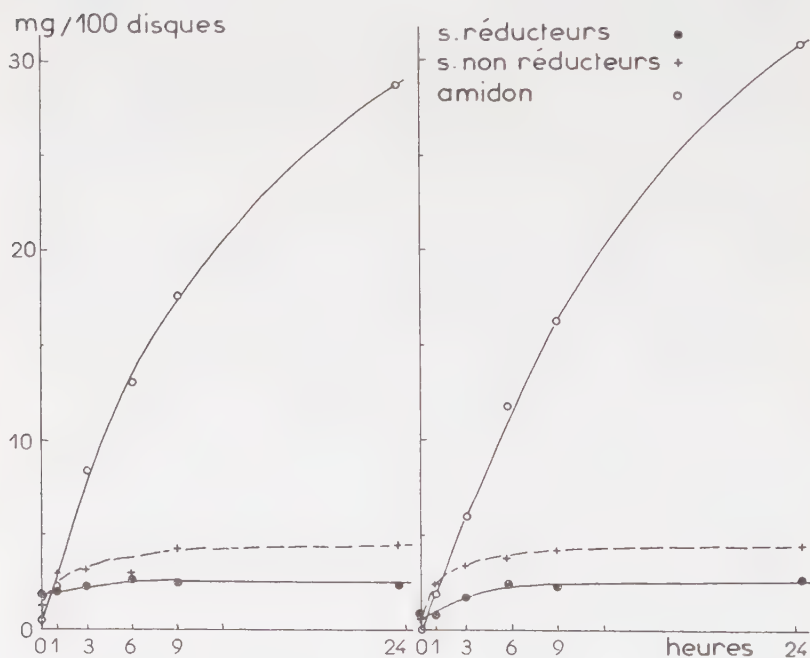


Fig. IV.2. — Variations des concentrations en glucides dans des feuilles adultes attachées de *P. zonale*, exposées à un éclairage de 8000 lux environ, à 20°C, après un séjour de 24 heures à l'obscurité. 2 expériences.

— l'amidon est la forme principale d'accumulation des glucides dans les feuilles de *Pelargonium zonale* photosynthétisantes. Cependant les sucres solubles manifestent une augmentation significative, plus importante pour les non réducteurs que pour les réducteurs.

— la vitesse d'accumulation de l'amidon, sensiblement constante jusqu'à la 6^e heure, se ralentit ensuite progressivement ; toutefois la forme des courbes suggère que l'accumulation peut se poursuivre au-delà de la période d'observation.

— au contraire la teneur en sucres solubles réducteurs atteint une valeur constante à partir de la 6^e heure, et la teneur en non réducteurs à partir de la 9^e heure. L'existence de ce niveau constant traduit l'équilibre dynamique qui s'établit dans la feuille entre la formation de ces sucres d'une part, leur utilisation métabolique et leur migration d'autre part. L'apparition de cet équilibre peut certainement être accélérée ou retardée en fonction des conditions expérimentales : cela explique que dans plusieurs expériences décrites ci-dessous la teneur en réducteurs soit significativement différente après 24 heures et après 6 heures d'éclairement, contrairement à ce qui s'est passé dans l'expérience présente.

2^o VARIATIONS DES TENEURS EN GLUCIDES A L'OBSCURITÉ APRÈS DIFFÉRENTES DURÉES D'ÉCLAIREMENT PRÉALABLE

a) Conditions expérimentales :

10 pieds de *Pelargonium zonale* sont placés au laboratoire à l'obscurité durant 15 heures ; puis ils sont éclairés durant 24 heures. On fait alors un premier prélèvement de disques découpés dans les limbes des feuilles adultes de rangs 3, 4, 5. L'obscurité est faite et de nouveaux prélèvements sont faits après 1 heure, 3 heures, 6 heures, 9 heures, 24, 30 et 48 heures.

Une expérience identique est faite sur d'autres pieds semblables mais avec 6 heures seulement d'éclairement.

Ces deux essais ont été faits à 20°C, au début d'avril 1962. Ils ont été faits à nouveau à la fin de mai 1962 en même temps qu'une expérience sur des feuilles détachées ; la température a dû être fixée à 22°C. Les prélèvements n'ont été faits que jusqu'à 24 heures.

b) Résultats :

Les résultats des deux premiers essais sont portés sur la fig. IV.3 ceux des deux seconds sur la fig. IV.4, avec ceux de l'expérience sur feuilles détachées.

La teneur en amidon décroît dès la mise à l'obscurité, à une

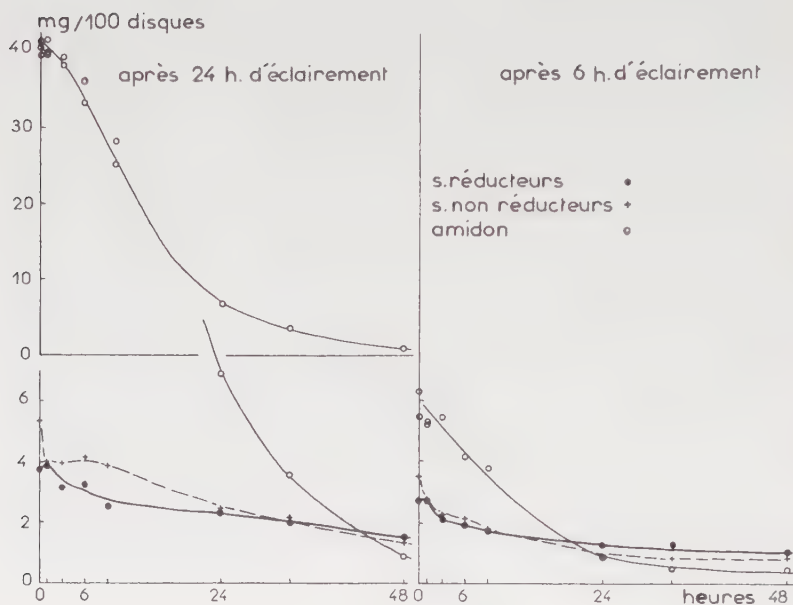


Fig. IV.3. — Variations des concentrations en glucides dans des feuilles adultes attachées de *P. zonale*, placées à l'obscurité à 20°C, après 24 heures (à gauche) et 6 heures (à droite) d'éclairement.

vitesse qui paraît constante jusqu'à ce que la teneur soit d'environ 10 mg/100 disques.

La teneur en sucres solubles non réducteurs décroît d'une manière importante durant la première heure. Ensuite si l'éclairement préalable a duré 24 heures, cette fraction reste à un niveau constant au moins jusqu'à la 9^e heure d'obscurité ; elle décroît alors à nouveau. Mais, après l'éclairement de 6 heures seulement, la décroissance de la première heure se poursuit, à vitesse moindre, sans stabilisation.

Les glucides solubles réducteurs ne subissent pas de diminution significative durant la 1^{re} heure ; dans l'un des cas ils augmentent même légèrement. Ce sont eux qui présentent les variations les moins marquées.

3° DISCUSSION

Il n'est pas possible d'établir une comparaison exacte des quantités de glucides disparues et des volumes de CO_2 dégagés puisque l'on n'a pas mesuré l'intensité respiratoire des feuilles

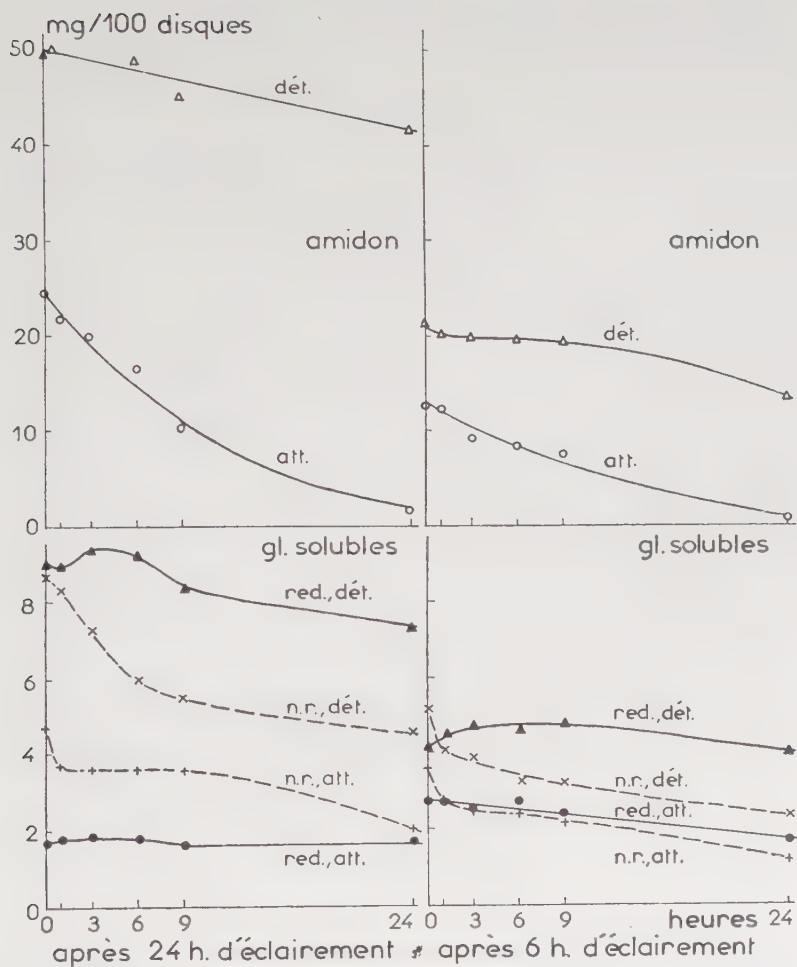


Fig. IV.4. — Variations des concentrations en glucides dans des feuilles adultes de *P. zonale* attachées et détachées, placées à l'obscurité à 22°C, après 24 heures (à gauche) et 6 h (à droite) d'éclairement.

soumises aux prélèvements. Toutefois une comparaison approximative est possible avec des mesures respiratoires faites dans les mêmes conditions à la même époque de l'année (donc sur des feuilles en état physiologique comparable).

Dans le tableau IV.1 on a indiqué les volumes de CO_2 (à 20°C et 760 mm de mercure) correspondant aux quantités de glucides

disparues durant les 6 premières heures d'obscurité, à 20°C, et les volumes dégagés déterminés d'après la moyenne de 4 courbes respiratoires tracées à la même température.

TABLEAU IV.1

	Eclairéments préalables	
	6 heures	24 heures
Volumes de CO ₂ (mm ³ /100 cm ²) :		
dégagés en 6 heures	2050	3300
équivalents aux glucides disparus en 6 heures	4030	7870

C'est donc au plus la moitié des glucides disparus que l'on peut considérer comme ayant été dégradés par la respiration ; le reste a migré hors du limbe.

Toutefois une corrélation entre la valeur de l'IR et la concentration des glucides ou de l'un d'entre eux peut exister même dans ces conditions. On doit rechercher cette corrélation en comparant les données concernant l'IR, représentées graphiquement sur la fig. II.2 (chap. II) et celles qui concernent les glucides (fig. IV.3 et IV.4).

La fig. II.2 montre que l'IR « repère » (mesurée au moment de l'accident respiratoire qui suit la chute initiale, c'est-à-dire 1/2 heure à 1 heure après la mise à l'obscurité) ne dépend que d'une manière à peine significative de la durée de l'éclairément préalable tant que celle-ci est supérieure à 5 heures. Or, au moment où l'on mesure l'IR « repère » les teneurs en amidon et en non réducteurs dépendent significativement de la durée de l'éclairément préalable. Il n'y a donc pas de corrélation à ce moment. En ce qui concerne les réducteurs les résultats obtenus sont variables d'une série d'expériences à l'autre ; il est donc difficile de tirer une conclusion. Si maintenant on considère les valeurs de l'IR après 6 heures de séjour à l'obscurité, on voit que ces valeurs diminuent significativement quand la durée de l'éclairément préalable décroît au dessous de 15 heures. Elles sont en particulier plus faibles après 6 heures qu'après 24 heures d'éclairément préalable. Comme les teneurs en amidon et en non réducteurs varient aussi dans ce sens, une corrélation est possible à ce moment.

On peut préciser ce point en comparant les variations quantitatives de l'IR et des différentes fractions glucidiques durant le séjour à l'obscurité. A cet effet on a reporté sur le tableau IV.2 les valeurs habituellement trouvées (p. 32) pour le « taux de dé-

croissance moyen » (défini chap. II, p. 28) et les pourcentages de variation des différentes fractions glucidiques dans l'intervalle de temps correspondant, après 6 heures et 24 heures d'éclairement préalable.

TABLEAU IV.2

Eclairements préalables	TDM	Glucides réduc- teurs	solubles non ré- ducteurs	Amidon	Glucides totaux
<u>24 heures</u>	<u>15 à 30 %</u>				
exp. 1 (20°C) a		3,86	3,95	40,3	48,1
b		3,26	4,14	34,6	42,0
c		- 15,5 %	-	- 14 %	- 13 %
exp. 2 (22°C) a		1,83	3,72	21,9	27,5
b		1,83	3,61	16,4	21,9
c		0 %	- 2,5 %	- 25 %	- 20 %
<u>6 heures</u>	<u>28 à 55 %</u>				
exp. 1 (20°C) a		2,68	2,72	5,3	10,7
b		1,88	2,14	4,2	8,2
c		- 22,5 %	- 21,5 %	- 21 %	- 23 %
exp. 2 (22°C) a		2,72	2,72	12,2	17,6
b		2,60	2,39	8,1	13,1
c		- 4,5 %	- 12 %	- 33 %	- 25 %

TDM = Taux de décroissance moyen de l'IR

a = teneur (mg par 100 disques) 1 heure après la mise à l'obscurité.

b = teneur (mg par 100 disques) 6 heures après la mise à l'obscurité

$$c = \frac{a-b}{a} \times 100$$

L'examen de ce tableau montre qu'il n'y a pas de corrélation entre la chute de teneur en glucides réducteurs et le taux de décroissance moyen de l'IR. La chute de teneur en amidon paraît varier dans le même sens que le taux de décroissance moyen, quand l'éclairement préalable varie, mais en réalité les valeurs obtenues (- 14 et - 25 p. 100 contre - 21 et - 33 p. 100) ne semblent pas significativement différentes.

Finalement seule la chute de teneur en glucides solubles non réducteurs varie dans le même sens que le taux de décroissance moyen de l'IR.

De ces considérations il semble qu'on puisse déduire, à titre d'hypothèse, le schéma suivant, indiquant les grandes lignes de

l'utilisation des glucides durant les premières heures du séjour à l'obscurité dans les feuilles attachées de *Pelargonium zonale*.

— les grains d'amidon sont attaqués à une vitesse dépendant peu de la masse totale d'amidon, tant que celle-ci est assez importante.

— les produits de l'attaque de l'amidon libèrent des sucres réducteurs (hexoses) qui sont surtout des formes de migration et ne participent pas à la respiration en quantité importante.

— les glucides solubles non réducteurs, c'est-à-dire surtout le saccharose, représentent le substrat respiratoire principal. Dans les feuilles riches en amidon, une partie des produits de dégradation de celui-ci contribuent à la synthèse du saccharose dont la concentration se maintient constante durant plusieurs heures (hormis une chute durant la première heure). Les variations de la concentration en saccharose sont l'un des facteurs qui déterminent les variations de l'IR, mais non le seul puisque le « taux de décroissance moyen » de l'IR est habituellement plus grand que la chute de cette concentration durant l'intervalle de temps correspondant (tableau IV.2). De plus, pour expliquer qu'il y ait corrélation entre l'IR et la teneur en saccharose, non au début du séjour à l'obscurité, mais seulement après plusieurs heures, il faut supposer que la concentration en saccharose n'intervient comme facteur déterminant qu'au-dessous d'une certaine valeur, pour des raisons soit d'activité des systèmes enzymatiques soit de localisation cytoplasmique.

IV. — COMPARAISON DE L'ÉVOLUTION DES GLUCIDES ET DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DANS LES FEUILLES DE *PELARGONIUM ZONALE* ATTACHÉES ET DÉTACHÉES, PLACÉES A L'OBSCURITÉ

Dans les feuilles attachées une partie des glucides formés par la photosynthèse migrent hors du limbe. Dans les feuilles détachées ce phénomène est supprimé ; on peut donc prévoir que l'évolution des différentes catégories sera modifiée. L'étude des feuilles détachées peut donc donner des indications supplémentaires sur la relation entre teneurs en glucides et intensité respiratoire. Ces feuilles doivent être dans un état physiologique aussi normal que possible. On a donc utilisé des feuilles adultes, détachées depuis 24 heures au plus, alimentées en eau distillée par le pétiole.

A) ETUDE DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES FEUILLES FRAÎCHEMENT DÉTACHÉES, COMPARÉE A CELLE DES FEUILLES ATTACHÉES.

1° *La diminution de l'IR durant le séjour en chambre :*

On a porté sur le tableau IV.3 les valeurs du « taux de décroissance moyen » obtenues dans deux séries de mesures de comparaison.

TAB. LEAU IV.3
Taux de décroissance moyen à 20,5°C

Eclairciment préalable	Série 1		Série 2	
	Feuilles attachées	Feuilles détachées	Feuilles attachées	Feuilles détachées
24 heures	27 5 % 28,5 %	25 5 % 18,5 %	24,5 % 31,5 %	24,5 % 26,5 %
7 heures 45	33,5 % 29,0 %	27,0 % 30,0 %		
5 heures			41,0 % 46,0 %	30,5 % 30,5 %

Le taux de décroissance tend à être plus faible chez les feuilles détachées ; toutefois la différence n'est vraiment significative que pour la durée d'éclairciment préalable la plus courte (5 heures). Ce dernier résultat a été confirmé dans une expérience où l'on a comparé les mêmes feuilles, successivement attachées et détachées.

2° *La valeur de l'intensité respiratoire :*

Des deux séries de mesures ci-dessus on a tiré les valeurs figurant sur le tableau IV.4.

L'IR des feuilles adultes détachées, au début de leur conservation, est significativement plus élevée que celle des feuilles attachées ; la différence s'accroît durant le séjour à l'obscurité ; elle est plus importante après un éclairciment court qu'après un éclairciment long.

B) ÉVOLUTION DES GLUCIDES DANS LES FEUILLES FRAÎCHEMENT DÉTACHÉES ET DANS LES FEUILLES ATTACHÉES

1° *Conditions expérimentales :*

16 pieds de *Pelargonium zonale* sont placés au laboratoire à l'obscurité, à 22°C, durant 15 heures ; puis ils sont éclairés durant 24 heures. Mais après 9 heures d'éclairciment on détache les feuilles

TABLEAU IV.4

Intensités respiratoires (mm³ de CO₂/heure/100 cm²) à 20,5°C

Séries	IR « repère »		IR après 6 h en chambre respiratoire		IR après 24 h en chambre respiratoire	
	F. att.	F. dét.	F. att.	F. dét.	F. att.	F. dét.
A. — Après un éclaircissement préalable long (24 heures) :						
1	577	729	417	542	322	460
	646	678	462	553	389	470
2	662	752	500	575	420	540
	644	670	442	493	360	460
Moyennes	632	707	455	541	373	482
Moyenne dét.						
Moyenne att.		112 %		119 %		129 %
B. — Après un éclaircissement préalable court (série 1, 7 h 45 ; série 2 : 5 h)						
1	318	431	212	315	227	380
	419	527	297	391	311	445
2	438	517	258	360	275	400
	485	467	262	337	242	355
Moyennes	415	485	257	351	261	398
Moyenne dét.						
Moyenne att.		117 %		137 %		151 %

de rangs 3, 4 et 5 de 8 pieds et on en plonge le pétiole dans l'eau distillée ; les feuilles de même rang des 8 autres pieds sont laissées en place. Après les 24 heures d'éclaircissement on prélève dans chacun des deux lots de feuilles environ 80 disques de 1 cm de diamètre, exactement comptés. On fait l'obscurité et de nouveaux prélèvements sont faits après 1 heure, 3 heures, 6 heures, 9 heures et 24 heures.

La même expérience a été faite après seulement 6 heures d'éclaircissement préalable ; les feuilles ont été détachées et placées sur eau distillée 15 heures avant le premier prélèvement, comme ci-dessus.

2° Résultats (fig. IV.4) :

Les résultats concernant les feuilles attachées ont déjà été indiqués (paragr. III - 2°). On s'attachera donc ici à la comparaison entre feuilles attachées et détachées.

On voit (fig. IV.4) que les feuilles détachées sont constamment plus riches en toutes les catégories de glucides dosés. Cette différence

s'accroît au cours du séjour à l'obscurité, car les feuilles détachées perdent au total moins de glucides que les feuilles attachées. Mais les différentes catégories de glucides ont chacune leur comportement particulier à cet égard, comme le montre le tableau IV.5, dans lequel, par raison de simplicité, on n'a fait figurer que les teneurs déterminées lors du prélèvement initial et lors du prélèvement final.

TABLEAU IV.5
Teneurs en glucides (mg pour 100 disques)

	Feuilles détachées			Feuilles attachées		
	Prélèvements		Perte	Prélèvements		Perte
	Initial	Final		Initial	Final	
a) Feuilles éclairées au préalable durant 24 heures						
Réduct.	9,03	7,32	1,71	1,70	1,68	0,02
Non réduct.	8,65	4,53	4,12	4,73	1,99	2,74
Amidon	49,70	41,70	8,00	24,40	1,70	22,70
Total	67,38	53,55	13,83	30,83	5,37	25,46
b) Feuilles éclairées au préalable durant 6 heures						
Réduct.	4,14	4,00	0,14	2,80	1,71	1,09
Non réduct.	5,16	2,35	2,81	3,62	1,17	2,45
Amidon	21,55	13,85	7,70	12,60	0,85	11,75
Total	30,85	20,20	10,65	19,02	3,73	15,29

Les feuilles attachées perdent tantôt plus tantôt moins de glucides solubles que les feuilles détachées ; mais elles perdent beaucoup plus d'amidon (1 fois et demi à 3 fois plus) : leur stock d'amidon est presque complètement épuisé en 24 heures d'obscurité, alors que les feuilles détachées en contiennent encore des quantités considérables. Au total *les feuilles attachées se « vident » à l'obscurité plus rapidement que les feuilles détachées conservées sur eau distillée ; les pertes se font surtout aux dépens de l'amidon.*

L'examen de détail des courbes de la fig. IV.4 fait apparaître une légère augmentation de la teneur en sucres réducteurs, chez les feuilles détachées, durant les premières heures d'obscurité. Cette augmentation est probablement due à l'absence des migrations, qui permet un excès de production de ces sucres, à partir de l'amidon, par rapport à leur disparition.

Enfin on remarque que la teneur en sucres non réducteurs des feuilles détachées ayant reçu un éclaircissement préalable de 24 heures décroît très notablement durant les 9 premières heures d'obscurité. Aucune explication ne peut être présentement fournie

pour ce phénomène. On note toutefois que même après cette chute la concentration en non réducteurs dans ces feuilles reste très élevée.

3^o Discussion :

a) Pertes de glucides et volumes de CO_2 émis chez les feuilles détachées.

On peut comparer les pertes de glucides avec les volumes de CO_2 émis par d'autres feuilles placées dans les mêmes conditions, à la même époque de l'année.

Dans le tableau IV.6 on a indiqué les volumes de CO_2 (à 22°C et 760 mm de mercure) correspondant aux glucides disparus durant les 6 premières heures d'obscurité, à 22°C , et les volumes de CO_2 dégagés pendant le même temps, déterminés d'après la moyenne de toutes les courbes respiratoires tracées dans les mêmes conditions.

TABLEAU IV.6

Volumes de CO_2 ($\text{mm}^3 / 100 \text{ cm}^2$)	Eclairéments préalables	
	6 heures	24 heures
dégagés en 6 heures	2820	4280
équivalents aux glucides disparus en 6 heures	3340	6310

Ici comme pour les feuilles attachées (p. 78) les volumes de CO_2 effectivement dégagés sont inférieurs aux volumes équivalents aux glucides disparus ; les chiffres sont toutefois beaucoup moins différents que dans le cas de feuilles attachées. La différence cependant ne peut s'expliquer entièrement par le fait que les deux calculs n'ont pas été faits sur les mêmes feuilles. Il est probable que des quantités non négligeables de glucides solubles migrent des cellules du limbe vers les grosses nervures et le pétiole ; ces quantités échappent au dosage car lors des prélèvements de disques on évite justement les nervures. On ne peut exclure non plus la possibilité d'une fixation de CO_2 à l'obscurité (voir Chap. VII, p. 123).

b) Comparaison des feuilles attachées et détachées au point de vue du niveau de l'IR et des concentrations en glucides.

Les feuilles, détachées avant ou pendant la période d'éclairément, sont plus riches en glucides que les feuilles attachées (fig. IV.4) ; leur IR est plus élevée (tableau IV.4). Pour toutes

ces grandeurs on peut exprimer la valeur obtenue chez les feuilles détachées en pourcentage de celle qui est fournie par les feuilles attachées ; on obtient alors le tableau IV.7.

TABLEAU IV.7
Rapports des valeurs $\frac{\text{feuilles détachées}}{\text{feuilles attachées}}$

	IR « repère » et concentrations après 1 heure à l'obscurité	IR et concentrations après 6 heures à l'obscurité	IR et concentrations après 24 heures à l'obscurité
A. — Feuilles éclairées au préalable durant 24 heures			
IR*	112 %	119 %	129 %
Réducteurs	495 %	507 %	446 ‰
Non réducteurs	233 %	165 %	228 ‰
Amidon	228 %	279 %	2450 ‰
Total des glucides	245 %	279 %	998 ‰
B. — Feuilles éclairées au préalable durant 6 heures environ			
IR*	117 %	137 %	151 ‰
Réducteurs	167 %	176 %	234 ‰
Non réducteurs	151 %	133 %	201 ‰
Amidon	164 %	244 %	1630 ‰
Total des glucides	162 ‰	182 ‰	590 ‰

* valeurs tirées du tableau IV.4

Pour chaque durée d'éclairement préalable les rapports *IR des feuilles détachées / IR des feuilles attachées* varient dans le même sens que les rapports *glucides totaux des feuilles détachées / glucides totaux des feuilles attachées*. Mais c'est la seule relation qui paraisse exister entre les deux sortes de rapports. En particulier, si l'on compare les rapports inscrits dans chaque colonne, on voit que le rapport de l'IR des feuilles détachées à celle des feuilles attachées est plus grand après un éclairage court, alors que les rapports des teneurs de chacun des glucides et des glucides totaux sont plus grands après un éclairage long. La relation entre teneurs en glucides et intensité respiratoire est donc très lâche.

Ces résultats semblent être dus à la grande richesse en glucides des feuilles détachées : les variations des teneurs en glucides ont d'autant moins d'effet sur l'IR que ces teneurs sont plus élevées. Ce fait est particulièrement remarquable chez les feuilles

les plus riches en glucides, c'est-à-dire les feuilles détachées ayant reçu un éclairage préalable long. Dans ces feuilles la teneur en sucres solubles non réducteurs subit une chute très importante durant les premières heures d'obscurité (fig. IV.4) alors que le taux de décroissance moyen reste du même ordre de grandeur que chez les feuilles attachées (tableau IV.5).

Au total cette étude comparative des feuilles attachées et détachées n'apporte pas d'indications quant à la nature du substrat respiratoire principal. Mais elle ne nécessite pas d'interprétation en contradiction avec celle donnée ci-dessus (paragr. III) à l'étude sur les feuilles attachées.

V. — CONCLUSION

Dans les conditions expérimentales qui ont été réalisées dans ce travail, l'influence de la teneur en glucides sur l'intensité respiratoire semble assez limitée. D'une façon générale une teneur en glucides élevée correspond à une IR forte, une teneur basse à une IR faible. Mais, dans les feuilles éclairées, les concentrations atteignent facilement des valeurs suffisantes pour que leurs variations n'aient plus que peu d'influence sur l'IR.

Dans les feuilles attachées la décroissance de l'IR durant le séjour à l'obscurité paraît être en relation avec l'appauvrissement en saccharose, qui serait donc le substrat respiratoire principal.

CHAPITRE V

MODIFICATIONS DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE CONSÉCUTIVES A LA SECTION DU PÉTIOLE

Parmi les publications traitant des modifications des échanges gazeux provoquées, chez les feuilles, par la section du pétiole, une seule, à notre connaissance (KOCH et KELLER, 1961), se rapporte à la respiration. Une investigation sur ce sujet était donc utile, et était facilitée par la possession de l'appareillage permettant des mesures respiratoires sur feuilles attachées.

Sauf exception ces recherches ont été faites sur les feuilles de *Pelargonium zonale* L. Les feuilles sont restées dans les chambres respiratoires pendant toute la durée des mesures. La section a été pratiquée, à l'aide d'un rasoir (exceptionnellement, d'une paire de ciseaux), sur la partie du pétiole placée à l'extérieur de la chambre, le limbe ne subissant aucune manipulation.

On ne rapportera que les expériences comportant la fourniture d'eau au pétiole coupé ; la section faite à sec ne paraît pas avoir d'autres conséquences que celles de la perte d'eau (CARLIER, 1963).

I. — MODIFICATIONS DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE SUIVANT A BREF DÉLAI LA SECTION DU PÉTIOLE AVEC FOURNITURE D'EAU

1° FORME TYPIQUE DE LA RÉACTION RESPIRATOIRE

Dans les expériences préliminaires, comportant des mesures discontinues de l'IR (toutes les 20 minutes environ) le pétiole était coupé, et son extrémité plongée dans de l'eau distillée ou du liquide de Knop, dans l'intervalle de deux mesures. Il n'était donc pas question de déceler un effet immédiat. On constatait une augmentation de l'IR, dès la première mesure chez les feuilles jeunes, plus tard chez les feuilles adultes. En faisant un enregistrement continu au moment de la section, puis des mesures rapprochées, on a mis en évidence l'aspect réel de la courbe respiratoire, tel qu'il apparaît sur la fig. V.1 ; on y distingue :

— une première réaction que nous appellerons « *initiale* » et commençant dès l'application du traitement (compte tenu du temps de réponse de l'appareillage, qui, aux débits utilisés, est voisin de 1 minute). Elle est figurée par un pic comportant une partie ascendante à peu près linéaire (c'est en réalité une sigmoïde très allongée), un maximum, atteint en 2 à 4 minutes, et une partie descendante, s'achevant par un minimum par lequel elle s'enchaîne avec la réaction suivante.

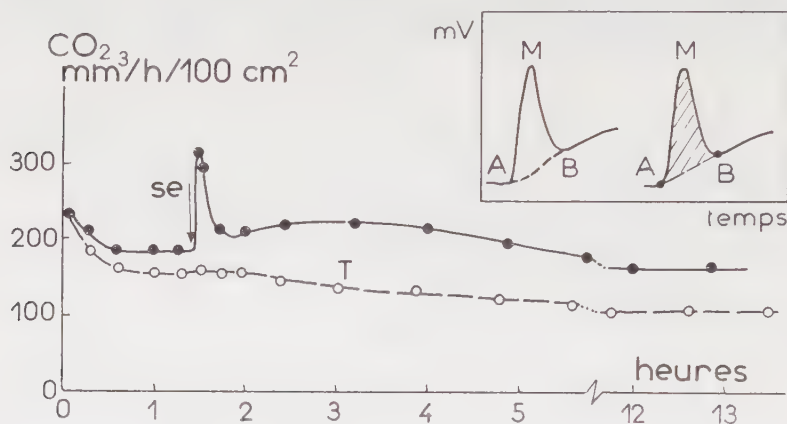


Fig. V.1. — Forme typique de la courbe respiratoire d'une feuille de *P. zonale* à la suite de la section du pétiole avec fourniture d'eau (s, e). — T : courbe respiratoire d'une feuille témoin.

En cartouche : à gauche, tracé de la réaction initiale AMB et tracé hypothétique AB du début de la réaction principale ; à droite, tracé de la droite AB pour la délimitation pratique de l'aire AMB.

— une deuxième réaction plus soutenue, et que pour cette raison nous appellerons « *principale* » ; au cours de cette réaction l'IR croît, passe par un maximum, décroît à nouveau pour se stabiliser à une valeur supérieure à celle qu'elle aurait eu si la feuille était restée attachée. On remarque que le minimum intermédiaire a une valeur plus élevée que l'IR initiale ; il est donc légitime de penser que la réaction principale commence très tôt, probablement en même temps que la réaction initiale, dont le tracé se superpose au sien.

Le tracé AB du début de la réaction principale est évidemment inconnu (fig. V.1). Mais on peut se contenter de tracer la droite AB ; on mesure alors l'aire AMB à l'aide de papier millimétrique ; soit n cette aire et d le débit de l'air ; le volume total de CO_2 émis V est :

$$V = k.n.d.$$

où k est un coefficient dépendant de la sensibilité de l'analyseur,

des caractéristiques de l'enregistreur et des unités employées. Le volume V est habituellement exprimé en mm^3 et rapporté à 100 cm^2 de surface foliaire. Le volume V est la grandeur qui caractérise le mieux l'amplitude de la réaction initiale.

En effet, supposons que l'on provoque une augmentation brusque de la concentration en CO_2 dans une chambre, en y injectant instantanément un petit volume de CO_2 ; l'aiguille du galvanomètre suit la courbe 1 de la fig. V.2 : la déviation croît d'abord, presque linéairement, jusqu'à un maximum, puis décroît exponentiellement (ce qui est conforme au calcul de MAQUENNE et DEMOUSSY, 1913). Une émission instantanée de CO_2 se traduit donc par une courbe de balayage de plusieurs minutes.

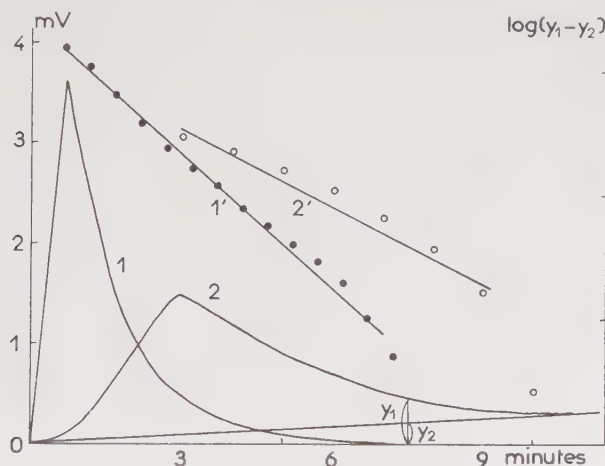


Fig. V.2. — Comparaison de la courbe de balayage de 30 mm^3 de CO_2 , à $7,5 \text{ l/h.}$, dans une chambre de 150 cm^3 (1) et d'une réaction initiale comportant l'émission du même volume de CO_2 au même débit (2).

1' et 2' : représentation logarithmique des portions décroissantes des courbes 1 et 2.

Si l'on compare, sur la fig. V.2, la courbe 1 à la courbe 2, qui représente l'enregistrement d'une « réaction initiale », on voit que les deux courbes se ressemblent un peu ; mais la « réaction initiale » se déroule plus lentement, sa phase décroissante n'est pas strictement exponentielle.

On peut en conclure que la « réaction initiale » n'est pas une émission instantanée de CO_2 mais que le tracé enregistré résulte probablement de la superposition d'une courbe d'émission de CO_2 , à la courbe de balayage d'un volume émis assez rapidement au début du phénomène. La seule évaluation correcte de la « réaction initiale » est donc le volume total de CO_2 émis.

2° INFLUENCE DE L'ÂGE DES FEUILLES

a) *Réaction initiale.*

La réaction initiale mesurée comme il vient d'être dit a été étudiée sur les différentes feuilles d'un même pied. L'expérience a été répétée sur 5 pieds ; les résultats sont portés sur la fig. V.3. Les courbes de gauche correspondent à des pieds portant de nombreuses feuilles, lesquelles ont donc une durée de vie relativement

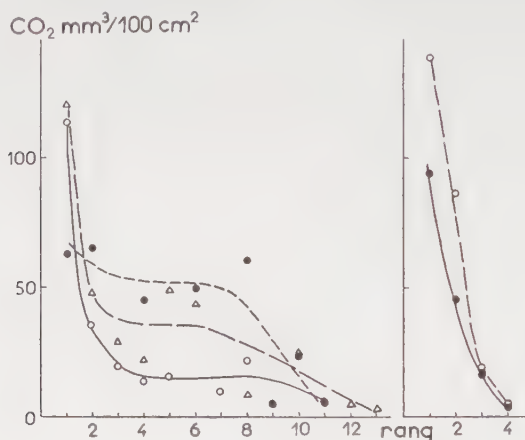


Fig. V.3. — Influence du rang des feuilles sur le volume de gaz carbonique émis au cours de la réaction initiale. Le rang est compté à partir du sommet. A gauche : plantes à feuilles nombreuses. A droite : plantes à feuilles peu nombreuses. Les différents figurés se rapportent à des plantes différentes.

longue ; la réaction est forte pour les feuilles jeunes, faible pour les feuilles âgées ; pour les feuilles adultes, la variabilité est assez grande et la réaction peut être considérée comme indépendante du rang.

Les courbes de droite correspondent à des pieds portant peu de feuilles, lesquelles ont donc une durée de vie relativement courte. Comme chaque pied ne porte qu'une feuille adulte (rang 2) la partie horizontale des courbes est absente.

L'importance de la réaction initiale dépend donc de l'âge physiologique des feuilles plutôt que de leur position sur la tige ou de leur âge absolu (compté en jours). Il est donc nécessaire, dans les expériences comparatives, d'utiliser des feuilles de même âge physiologique, c'est-à-dire pratiquement des feuilles de même rang sur des pieds aussi semblables que possible : on dispose toutefois d'une certaine latitude de choix quand il s'agit de feuilles adultes de pieds à nombreuses feuilles. La meilleure solution consiste à comparer deux par deux des feuilles opposées.

b) *Réaction principale :*

La réaction principale dépend aussi de l'âge des feuilles mais une évaluation quantitative n'a pu être faite en ce qui la concerne. Malgré l'absence de feuilles témoins non détachées, la fig. V.4 permet de voir que le maximum atteint est d'autant plus élevé que la feuille est plus jeune. On remarque aussi que pour l'une des feuilles, la réaction principale est dédoublée ; ce fait a été observé occasionnellement (v. p. ex. fig. V.7) sans qu'on ait pu déterminer les conditions de son apparition.

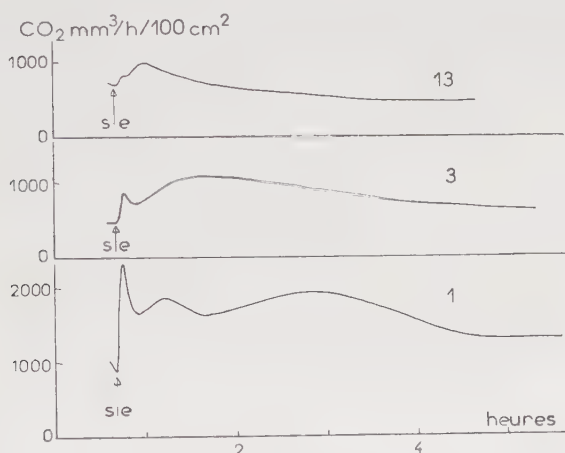


Fig. V.4. — Courbes respiratoires de 3 feuilles d'un même pied à la suite de la section du pétiole avec fourniture d'eau (s, e). Les chiffres indiquent le rang des feuilles à partir du sommet.

3° INFLUENCE DE LA DURÉE DU DÉLAI ENTRE LA SECTION DU PÉTIOLE ET LA FOURNITURE D'EAU.

Dans les expériences précédentes le pétiole était plongé dans l'eau immédiatement après la section, les deux opérations se succédant à moins d'une seconde d'intervalle. On peut aussi façonner autour du pétiole une petite cuvette que l'on remplit d'eau distillée immédiatement avant la section : on peut ainsi couper le pétiole sous l'eau. Les résultats obtenus sont identiques aux précédents.

On a aussi étudié l'influence de délais plus longs, allant de 2 à 100 minutes, sur la réaction initiale. Une première expérience (1, fig. V.5) a donné des résultats assez dispersés, sans doute parce

que les pieds choisis n'étaient pas physiologiquement comparables ; on observe toutefois une valeur très faible, après un délai de 60 minutes. Les résultats des expériences 2 et 3 (fig. V.5) s'ordonnent d'une manière plus satisfaisante. La réaction initiale diminue, quand la durée du délai augmente jusqu'à 40-60 minutes ; pour des délais plus longs, une réaction importante réapparaît.

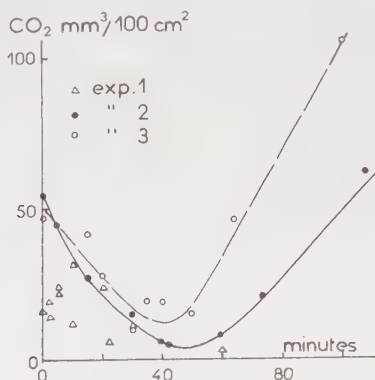


Fig. V.5. — Variation de la réaction initiale en fonction de la durée du délai entre la section du pétiole et la fourniture d'eau.

Le fait que la réaction diminue quand le délai augmente semble indiquer une influence de l'état des tissus au niveau de la section : quand celle-ci est laissée à sec, les tissus perdent de l'eau et se rétractent. Si au moment de fournir l'eau on raccourcit légèrement le pétiole de façon à plonger dans l'eau une section fraîche, la réaction obtenue après un délai de 40 minutes est au moins égale à la réaction obtenue en cas de fourniture d'eau immédiate.

4° INFLUENCE DE FACTEURS SUSCEPTIBLES DE MODIFIER LE DÉFICIT HYDRIQUE DES FEUILLES

Quelques indices avaient suggéré que l'amplitude de la réaction respiratoire était déterminée par le *déficit hydrique* des feuilles. Une vérification directe de cette relation est impossible, car on ne peut mesurer le déficit hydrique d'une feuille sans la détacher ou, du moins, en prélever des fragments. Il faut donc opérer de manière indirecte en agissant sur des facteurs capables de modifier le déficit hydrique d'une feuille placée dans une chambre

respiratoire obscure. C'est ainsi qu'on a étudié l'influence de l'humidité du sol et de la durée du séjour en chambre respiratoire avant la section.

a) *Influence de l'humidité du sol* (fig. V.6) :

On a laissé la terre de certains pots se dessécher jusqu'au voisinage du point de flétrissement permanent, alors que d'autres ont été abondamment arrosés et placés dans des soucoupes remplies d'eau. Les plantes ont été éclairées une heure avant la mise en place des chambres, et la section avec fourniture d'eau immédiate a été pratiquée 40 minutes après. Les feuilles des pieds soumis à la sécheresse fournissent une réaction principale très marquée, celles des pieds bien alimentés en eau une réaction principale faible ou nulle (fig. V.6). La réaction initiale varie dans le même sens, comme le montre le tableau V.1.

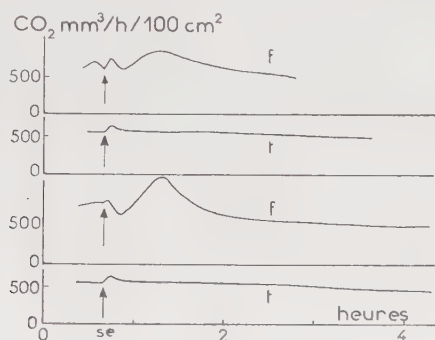


Fig. V.6. — Réaction respiratoire à la section avec fourniture d'eau (s, e) de feuilles portées par des plantes bien alimentées en eau (t) et au voisinage du flétrissement (f).

TABLEAU V.1
Réaction initiale (mm^3 de CO_2 / 100 cm^2)

Pieds sur sol	
humide	sec
2,0	17,5
3,4	18,6
5,5	8,4
6,5	18,3
6,6	40,8
7,3	50,4
2,4	43,9
2,9	10,5
Moyenne	26,0

Il y a une différence significative entre les deux catégories de feuilles, avec, cependant, une variabilité considérable, due probablement à l'absence de régulation de l'humidité de l'air dans le local où les plantes étaient éclairées avant l'expérience.

b) *Influence de la durée du séjour en chambre respiratoire avant la section.*

Toutes conditions égales par ailleurs, le passage de la lumière à l'obscurité et vice-versa entraîne des variations du déficit hydrique des feuilles, en déplaçant l'équilibre des gains et des pertes d'eau.

Ainsi on a déterminé dans de telles conditions les variations de la « turgescence relative » d'un lot de 10 feuilles adultes de *Pelargonium zonale*, portées par des pieds bien alimentés en eau et placés au laboratoire, où l'humidité relative de l'air était voisine de 40%, et la température de 20,5°C. Pour chaque mesure on prélevait à l'emporte-pièce 10 disques de 1 cm de diamètre (1 par feuille) ; la turgescence relative était déterminée par la méthode de flottage sur eau distillée, simplifiée par SLATYER (1962). Le tableau V.2 montre que le déplacement de l'équilibre hydrique

TABLEAU V.2

Heures	Traitement	Heure des prélèvements (à partir du début du traitement)	Turgescence relative %*
17,00	obscurité	15,55	96,2
08,55			
09,00			
10,00			
11,00			
12,30	lumière	1,00	95,1
14,30		2,00	95,2
09,30		3,30	95,1
10,30		5,30	95,2
11,30		24,30	93,0
11,20	obscurité	—	95,2
		1,00	
		25,50	

* Chaque valeur est la moyenne de 2 déterminations.

est pratiquement accompli en 1 heure au plus. Si l'amplitude de la réaction respiratoire est déterminée par l'état hydrique des feuilles, on doit donc trouver des résultats différents suivant la durée du séjour dans la chambre respiratoire obscure avant la section.

On a donc étudié la réaction initiale de feuilles turgescentes éclairées durant une heure avant d'être placées dans les chambres (tableau V.3).

TABLEAU V.3
Réaction initiale (mm³ de CO₂/100 cm², à 21°C)

durée du séjour en chambre respiratoire	10 mn	40 mn	1 h 30	3 h	6 h	16 h
réaction initiale *	35,0	10,7	18,7	6,5	13,6	11,3

* chaque valeur est la moyenne de 4 déterminations.

Seul le premier résultat diffère significativement des autres, ce qui concorde assez bien avec les déterminations de turgescence relative précédemment indiquées : après 10 minutes d'obscurité la turgescence relative a encore une valeur très voisine de celle de la feuille éclairée ; après 40 minutes l'équilibre caractéristique de la feuille à l'obscurité est atteint.

5° FOURNITURE D'AUTRES LIQUIDES QUE L'EAU (fig. V.7).

En opérant sur des couples de feuilles opposées on a comparé les réactions obtenues en fournissant immédiatement après la section :

- de l'eau distillée ;
- une solution de mannitol 1,0 M ;
- un liquide non miscible à l'eau : le trichloréthylène.

La fourniture d'une solution concentrée de mannitol produit une réaction tout à fait semblable à celle qu'on obtient avec de l'eau distillée. Une réaction respiratoire analogue a été obtenue en plongeant l'extrémité du pétiole dans de l'alcool éthylique à 96° GL.

La fig. V.7 montre d'autre part qu'après fourniture de trichloréthylène il s'écoule un temps de latence de 6 à 8 minutes avant le déclenchement de la réaction. Celle-ci est du type habituel ; mais elle est beaucoup plus prononcée qu'en cas de fourniture d'eau distillée.

Dans une autre expérience on a étudié les variations de la réaction initiale en fonction de la durée du délai entre la section et la fourniture de trichloréthylène, comme cela avait été fait dans le cas de la fourniture d'eau (voir plus haut : 3°). On n'observe pas de variation significative tant que la durée du délai ne dépasse

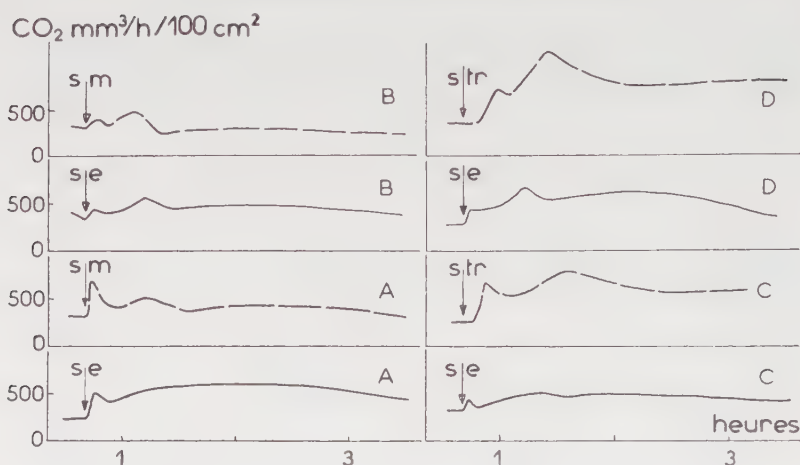


Fig. V.7. — Réaction respiratoire de feuilles opposées de 4 pieds, A, B, C, D, de *P. zonale*, à la section du pétiole (s), avec fourniture : d'eau distillée (e), d'une solution de mannitol 1,0 M (m), de trichloréthylène (tr).

pas 40 minutes ; à partir de 1 heure la réaction commence à augmenter.

D'autre part si, après la réaction initiale produite par la fourniture du mannitol ou de trichloréthylène, on plonge le pétiole dans l'eau distillée, on n'obtient pas de nouvelle réaction, même si l'on raccourcit le pétiole pour avoir une section fraîche.

6° INFLUENCE DE LA SECTION, AVEC FOURNITURE D'EAU, SUR LES ÉCHANGES GAZEUX DES FEUILLES ÉCLAIRÉES.

La section du pétiole avec fourniture d'eau a été pratiquée sur des feuilles placées dans des chambres de plexiglas. Les feuilles recevaient un éclairage de 5000 à 8000 lux. On n'a pas cherché à assurer un éclairage strictement identique à toutes les feuilles, ni à fixer la teneur en gaz carbonique de l'air ; cette teneur semble toutefois avoir peu varié au cours de chaque expérience. On a permuté des tubulures d'arrivée à l'analyseur de l'air à analyser et de l'air de référence, de façon à enregistrer la vitesse d'absorption de CO_2 .

Quelques enregistrements ont été reproduits directement sur la fig. V.8. Immédiatement après la section accompagnée de fourniture d'eau, l'intensité de la photosynthèse apparente décroît brusquement jusqu'à un minimum atteint en 2 à 5 minutes, parfois plus ; dans la plupart des cas, elle remonte ensuite, tout en restant inférieure à sa valeur initiale. Ce comportement est assez semblable à celui qui a été observé par KOCH et KELLER (1961) chez les feuilles de Peuplier.

L'allure de nos courbes est très semblable à celle de la « réaction initiale » des feuilles à l'obscurité. Toutefois la deuxième partie du pic paraît plus longue, et il n'apparaît pas d'équivalent à la « réaction principale ». Le pic n'est donc pas limité par un point remarquable, ce qui rend difficile la mesure exacte de son aire.

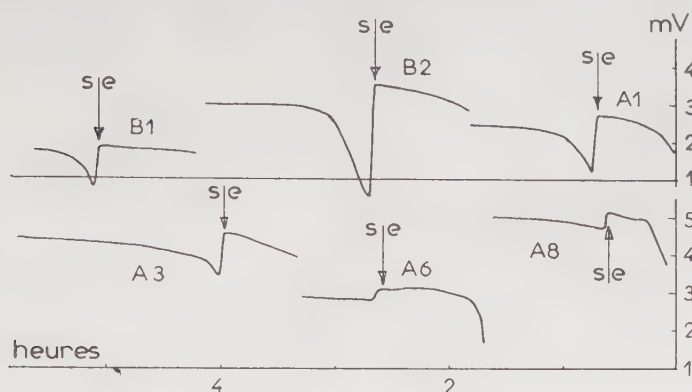


Fig. V.8. — Reproduction des enregistrements obtenus pour les variations de la photosynthèse apparente de feuilles de *P. zonale* éclairées en chambre transparente.

s, e : section du pétiole avec fourniture d'eau. — A, B : désignation du rameau — 1 à 8 : rang des feuilles. — Le point nul correspond à 1 mV.

En outre, dans deux cas, le sommet du pic dépasse l'ordonnée zéro, c'est-à-dire le point de compensation. On tiendra compte de ce fait dans la discussion.

Une évaluation très approximative de l'aire du pic montre que cette aire varie avec l'âge de la feuille comme la « réaction initiale » à l'obscurité (tableau V.4).

TABLEAU V.4
Réaction de feuilles éclairées

Rameau	Rang des feuilles	mm ³ de CO ₂ / 100 cm ²
A	1	625
B	1	325
B	2	550
A	3	250
	6	indéterminable
	8	55

On a aussi étudié les variations de la réaction des feuilles éclairées quand il s'écoule un certain délai entre la section et la

fourniture d'eau. En raison de la difficulté d'évaluer exactement l'aire du pic, on s'est contenté de reproduire sur la fig. V.9 les courbes d'absorption de CO_2 .

Lorsque le délai se prolonge la réaction diminue, passe par un minimum (pratiquement nul) puis augmente à nouveau. Ce comportement est identique à celui des feuilles à l'obscurité, mais ici le minimum est atteint pour un délai de 20-30 minutes seulement (au lieu de 40-60 minutes).

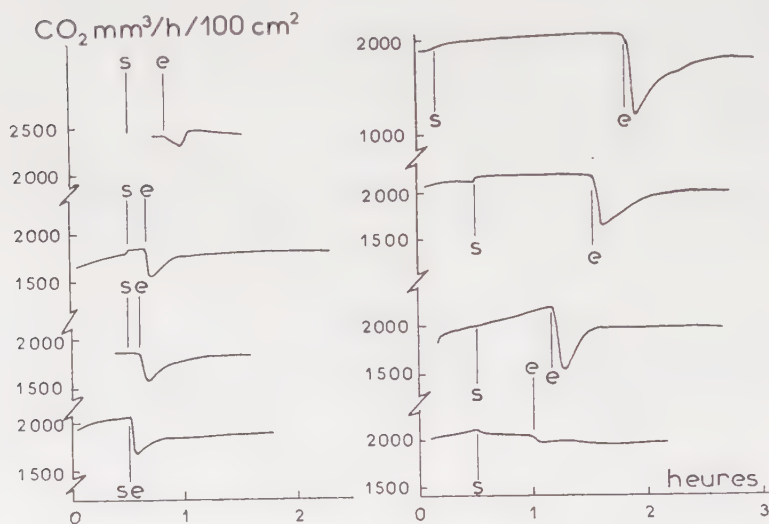


Fig. V.9. — Courbes d'intensité photosynthétique apparente de feuilles de *P. zonale* d'abord détachées (s) puis alimentées en eau (e) après des délais variés.

Enfin des feuilles auxquelles on fournit de l'air dépourvu de CO_2 , et qui dégagent donc du CO_2 à la lumière, présentent à la suite de la section du pétiole accompagnée de fourniture d'eau une réaction initiale semblable à celle des feuilles à l'obscurité.

II. — EXPÉRIENCES SUR DES FEUILLES DÉTACHÉES

Comme la réaction respiratoire se produit si l'on fournit l'eau assez longtemps après la section du pétiole, on a cherché si elle pouvait être obtenue sur des feuilles détachées depuis un ou plusieurs jours.

1^o INFLUENCE DU DÉFICIT HYDRIQUE SUR LA RÉACTION RESPIRATOIRE DE FEUILLES DÉTACHÉES

Des feuilles adultes sont détachées une journée à l'avance, et conservées au laboratoire, le pétiole plongeant dans l'eau distillée. Ensuite on les laisse à sec pour leur faire perdre de l'eau pendant des temps variables ; on les place alors dans les chambres respiratoires, une partie du pétiole restant à l'extérieur ; 40 minutes plus tard, l'extrémité du pétiole est resséquée et l'on fournit de l'eau.

Si p_1 est le poids de la feuille lors de la mise en chambre (diminué du poids de la partie resséquée), p_2 son poids après un séjour de 24 heures en atmosphère saturée, à l'obscurité, le pétiole plongeant dans l'eau, et p_s le poids de substance sèche, la turgescence relative est :

$$TR = \frac{p_1 - p_s}{p_2 - p_s} \times 100$$

Les courbes respiratoires obtenues (fig. V.10) sont analogues à celles des expériences précédentes. La réaction principale augmente quand la turgescence relative initiale diminue ; la réaction initiale (tableau V.5) varie dans le même sens, mais elle paraît diminuer à nouveau quand la turgescence tombe au-dessous d'une certaine valeur, très variable selon les feuilles (80 à 70 p. 100).

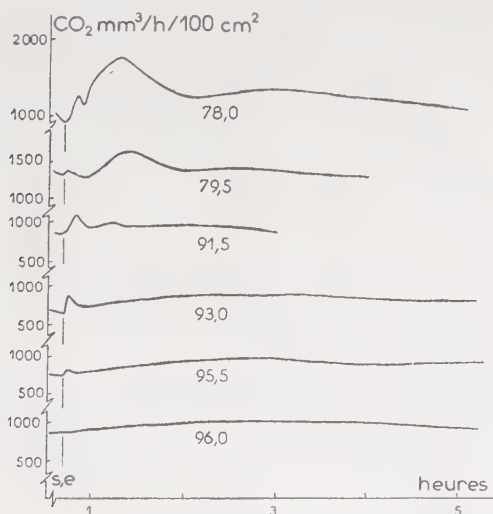


Fig. V.10. — Courbes respiratoires de feuilles détachées, préalablement amenées à différents degrés de turgescence relative et dont le pétiole est à nouveau sectionné (s) avec fourniture d'eau (e). Les nombres indiquent la valeur de la turgescence relative en pourcentage.

TABLEAU V.5
Réaction initiale (mm³ de CO₂ par 100 cm²)

T.R. p. 100	Expérience I	Expérience 2
95,8	0	—
95,4	3,5	—
93,5	—	11,5
93,4	—	13,0
93,2	20,5	—
93,0	31,5	—
93,0	—	22,0
91,4	32,5	—
88,0	—	24,0
79,3	8,5	—
78,1	28,5	—
77,4	11,0	—
73,4	—	18,5
66,6	—	11,8

2° VARIATIONS DE LA RÉACTION RESPIRATOIRE EN FONCTION DE LA DURÉE DE CONSERVATION PRÉALABLE

Des feuilles ont été détachées respectivement 5, 4, 3 et 1 jour avant l'expérience et conservées au laboratoire, le pétiole plongeant dans l'eau distillée ; elles ont été éclairées 12 heures par jour et enfin abandonnées à sec durant une nuit avant l'expérience ; leur turgescence relative était alors de 70 à 80 p. 100.

Quand la durée de conservation préalable augmente, la réaction initiale décroît et s'annule ; en même temps le tracé de la réaction principale s'allonge, le maximum de moins en moins élevé est atteint de plus en plus tard (tableau V.6). Ces résultats sont très semblables à ceux qui ont été obtenus pour des feuilles de plus en plus âgées d'un même pied.

3° INFLUENCE DE LA DURÉE DE LA FOURNITURE D'EAU

Opérant sur des feuilles détachées amenées à 70 - 80% de turgescence relative, on a plongé le pétiole dans l'eau distillée, après section de son extrémité, durant 30 secondes à 20 minutes ; puis on l'a essuyé et laissé à sec (fig. V. 11).

Quand la durée de la fourniture d'eau augmente, on voit apparaître successivement la réaction initiale et la réaction principale. Celle-ci se poursuit pendant un temps appréciable après la mise à sec du pétiole.

4° FOURNITURE D'EAU DISTILLÉE A DES FEUILLES AYANT DÉJÀ ABSORBÉ UNE SOLUTION DE MANNITOL.

Des feuilles détachées ont été placées une nuit au laboratoire le pétiole plongeant dans les solutions de mannitol de 0,00 à 0,20 M,

TABLEAU V.6
Réaction respiratoire de feuilles détachées

Temps de conservation préalable à l'état détaché	Réaction initiale CO_2 ($\text{mm}^3/100 \text{ cm}^2$)	Réaction principale	
		Temps entre la section et le maximum	$\frac{\text{IR au maximum}}{\text{IR à la section}} \times 100$
1 jour	32	30 mn	195
	23	40 mn	210
	13	35 mn	200
3 jours	6	50 mn	160
	9	25 mn	190
	0	50 mn	205
4 jours	9	45 mn	180
	4	30 mn	120
	0	1 h 10 mn	145
5 jours	0	1 h 00 mn	120
	0	50 mn	160
	0	1 h 20 mn	155

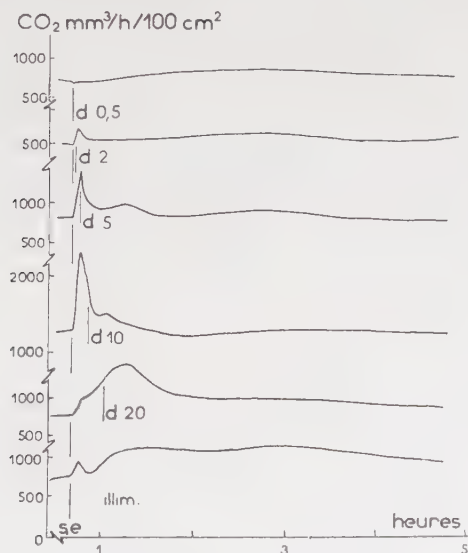


Fig. V.11. — Courbes respiratoires de feuilles détachées, préalablement amenées à une turgescence relative d'environ 80 p. 100, et dont le pétiole est à nouveau sectionné (s), plongé dans l'eau (e), puis remis à sec (d), après des délais variables (indiqués en minutes après la lettre d).

puis installées telles quelles dans les chambres respiratoires. La section du pétiole accompagnée de fourniture d'eau n'a pas provoqué de réaction respiratoire sauf dans un cas où le pétiole plongeait dans une solution de mannitol très diluée (0,005 M).

Dans une autre expérience des feuilles détachées ont été conservées une nuit au laboratoire, le pétiole plongeant dans une solution de mannitol 0,5 M, puis abandonnées à sec durant 3 à 6 heures avant d'être placées dans les chambres respiratoires. A la suite de la section du pétiole avec fourniture d'eau, on n'a observé qu'un très léger sursaut de la courbe respiratoire.

5^o ESSAIS SUR DES FEUILLES D'AUTRES ESPÈCES.

La section du pétiole avec fourniture d'eau a été pratiquée sur des feuilles de Pommier, Lilas, Cassis, Erable et Tilleul, préalablement détachées et laissées à sec jusqu'à flétrissement.

Le comportement des feuilles de Pommier a été identique à celui des feuilles de *Pelargonium zonale*. Celui des feuilles de Lilas a été plus irrégulier.

Les feuilles de Tilleul ont manifesté une réaction respiratoire très faible ; celle de Cassis et d'Erable n'en ont pas manifesté du tout ; 3 à 5 heures après la fourniture d'eau ces feuilles étaient encore flétries : elles n'avaient donc absorbé que peu ou pas d'eau.

III. — L'ABSORPTION DE LIQUIDE PAR LES FEUILLES

La fourniture de solutions de mannitol fortement plasmolytantes provoque une réaction respiratoire très semblable à celle qu'on obtient par fourniture d'eau. Ce résultat étonnant a conduit à comparer la vitesse d'absorption de liquide dans les deux cas. Si l'on opère sur des feuilles dont la transpiration à l'obscurité est faible (feuilles flétries ou portées par des pieds soumis à la sécheresse) l'augmentation de poids représente correctement l'absorption de liquide.

En pesant toutes les 1/2 heures des feuilles dont le pétiole était plongé dans de l'eau distillée ou des solutions de mannitol on a trouvé, dans tous les cas, une augmentation de poids durant la première 1/2 heure. Pour une étude plus précise il a fallu peser une feuille, suspendue à l'extrémité du fléau d'une balance, en laissant le pétiole plonger continuellement dans le liquide. Les lectures ont toujours été faites quand l'aiguille du fléau coïncidait avec le repère zéro ; de cette façon, la poussée d'Archimède a toujours été la même.

Les feuilles, amenées à l'état de flétrissement sur pied ou détachées, absorbent l'eau distillée ou une solution de mannitol 1,0 M avec la même vitesse initiale. Mais dès la 2^e minute l'absorption de mannitol est fortement ralentie par rapport à l'absorption d'eau.

Au contraire la vitesse initiale d'absorption de l'eau par une feuille abandonnée au flétrissement après avoir absorbé du mannitol est beaucoup plus faible que dans les cas précédents.

On tiendra compte de ces résultats dans la discussion.

IV. — DISCUSSION

La section avec fourniture d'eau donne lieu à une réaction caractéristique, aussi bien quand on coupe le pétiole d'une feuille attachée que lorsqu'on ressèque l'extrémité de celui d'une feuille déjà détachée. La section du pétiole n'est donc qu'une condition de la réaction respiratoire, qui est liée plus directement à la fourniture d'eau (ou d'un autre liquide).

L'indifférence relative de la feuille à la nature du liquide fourni montre que la pénétration doit se faire par les vaisseaux, éléments conducteurs non vivants. La pénétration des liquides aqueux ou miscibles à l'eau est immédiate et provoque une réaction pratiquement instantanée. Le trichloréthylène provoque une réaction légèrement retardée sans doute parce que sa pénétration est d'abord empêchée par sa non-miscibilité avec l'eau.

La pénétration du liquide est également conditionnée par l'état des tissus au niveau de la section, et éventuellement par la présence d'air dans les vaisseaux. Si la section est laissée à sec, les tissus, à ce niveau, se déshydratent et subissent une rétraction qui doit comporter une diminution du diamètre des vaisseaux : en même temps le liquide vasculaire, en se déplaçant vers le limbe, fait place à de l'air. Si la section est plongée telle quelle dans le liquide la pénétration en est gênée : la réaction initiale diminue, et même s'annule quand le délai entre la section et la fourniture du liquide augmente. Sans préjuger de la nature de la réaction des feuilles éclairées on peut remarquer que le délai nécessaire à l'annulation de la réaction initiale est plus court dans ce cas que dans celui des feuilles à l'obscurité. Comme la transpiration est plus intense, et donc le mouvement de l'eau dans les vaisseaux plus rapide, chez les feuilles éclairées, ce fait s'accorde parfaitement avec l'explication présentée ci-dessus.

On ne comprend pas très bien, il est vrai, pourquoi la réaction devient à nouveau plus importante si le délai se prolonge encore. Peut-être y a-t-il alors pénétration par le parenchyme du pétiole,

permettant au liquide de franchir l'obstacle présenté par l'air des vaisseaux.

Un autre fait remarquable est que c'est surtout la vitesse initiale de pénétration qui paraît déterminer l'importance de la réaction : quand on fournit une solution de mannitol, la vitesse de pénétration décroît beaucoup plus tôt que si l'on fournit de l'eau distillée : pourtant la réaction obtenue est très semblable dans les deux cas. Si la pénétration est arrêtée par la mise à sec, la réaction ne s'en poursuit pas moins pendant un certain temps.

La réaction respiratoire (surtout dans sa portion « principale ») est d'autant plus forte que le déficit hydrique est plus grand. Le phénomène actif dans la production de la réaction respiratoire est donc l'absorption d'eau par les cellules. Cette absorption se fait aux dépens du contenu des vaisseaux immédiatement voisins des cellules du limbe ; si la pression osmotique du contenu vasculaire est trop élevée, l'absorption ne se fait pas et la réaction respiratoire n'apparaît pas ; c'est ce qui se produit dans les feuilles auxquelles on a fait absorber une solution de mannitol avant de les laisser se flétrir. L'absorption d'eau par les cellules du limbe est indifférente à la nature du liquide qui pénètre au même moment dans l'extrémité du pétiole ; la pénétration du liquide n'est que la condition d'un mouvement accéléré du contenu vasculaire du pétiole vers le limbe. L'accélération de ce mouvement a été mise en évidence par ALLERUP (1961). Dans le pétiole sectionné et laissé à sec, la vitesse de déplacement du contenu vasculaire vers le limbe est déterminée d'une part par la succion des cellules, d'autre part par la force capillaire, qui se développe au niveau des ménisques air-liquide et s'exerce en sens contraire. La présentation de liquide supprime cette dernière force : le mouvement du contenu vasculaire est accéléré.

Des stimulations temporaires de l'intensité respiratoire à la suite de la réhydratation ont été mises en évidence par MONTFORT et HAHN (1950), RIED (1953) et ENSGRABER (1954). Ces auteurs ne mettent en évidence que la phase de retombée du phénomène, probablement parce que la phase d'augmentation de l'IR se produit durant la manipulation de réhydratation, pendant laquelle les mesures respiratoires ne sont pas effectuées. La « réaction principale » décrite ci-dessus paraît devoir être rapprochée de ces phénomènes. Comme eux elle doit consister dans une stimulation de l'activité métabolique.

Quant à la réaction initiale, la rapidité de son déclenchement permet de douter qu'elle soit de nature métabolique. Il faut donc chercher si on peut l'expliquer d'une autre façon.

On pourrait penser à un effet physique dû à l'ouverture des stomates, et consistant dans une diminution de la résistance à

la diffusion des gaz ; il y aurait alors temporairement une accélération de la diffusion du CO_2 intercellulaire vers l'extérieur. Mais en réalité la section avec fourniture d'eau provoque immédiatement un mouvement de fermeture des stomates (CARLIER, 1963), si du moins ceux-ci ne sont pas trop fermés (LOUGUET, 1963).

Il pourrait s'agir aussi de l'expulsion d'une partie de l'atmosphère intercellulaire, riche en CO_2 , par suite de l'augmentation de volume des cellules. Mais alors, quand l'expérience est faite avec des feuilles éclairées, dont l'atmosphère intercellulaire est moins riche en CO_2 que l'air ambiant, il y aurait diminution de la concentration en CO_2 de l'air analysé : or c'est le contraire qui se produit.

Il paraît donc raisonnable d'admettre que la réaction initiale consiste bien en une production accrue de CO_2 par les cellules ; il s'ensuit une augmentation de la teneur en CO_2 des espaces intercellulaires, ce qui provoque la fermeture des stomates, si du moins ceux-ci ne sont pas déjà fermés (LOUGUET, 1963).

Une dernière question concerne la réaction des feuilles éclairées. KOCH et KELLER (1961) ont observé comme nous une diminution temporaire de la photosynthèse apparente et ensuite une remontée plus ou moins marquée ; à titre d'hypothèse ces auteurs ont attribué le phénomène à une limitation de la diffusion du CO_2 , due à une fermeture des stomates. Nos expériences ne contredisent pas expressément cette hypothèse. Toutefois, on a vu que le point de compensation est parfois dépassé chez les feuilles jeunes, c'est-à-dire chez celles qui manifestent à l'obscurité la réaction respiratoire la plus marquée. Il faut donc admettre qu'il se produit à ce moment une augmentation de l'intensité respiratoire, qui est sans doute le facteur essentiel de la chute de la photosynthèse apparente. La réaction des feuilles éclairées ne différerait donc pas essentiellement de celle des feuilles placées à l'obscurité.

Une partie du travail décrit dans ce chapitre a été publiée précédemment (CARLIER, 1963).

CHAPITRE VI

L'ÉVOLUTION DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES FEUILLES DÉTACHÉES AU COURS DE LEUR SURVIE COMPARÉE A CELLE DES FEUILLES ATTACHÉES

Les recherches décrites au chapitre précédent étaient limitées à un délai assez bref après la section du pétiole. Il était naturel de les compléter par une étude prolongée durant toute la durée de survie des feuilles détachées.

L'évolution physiologique des feuilles détachées dépend des conditions de leur conservation, principalement de l'éclairement, du régime hydrique et de la température. La revue bibliographique qui va suivre montrera que la physiologie des feuilles à ces différents points de vue a été très inégalement étudiée. Il a donc paru utile d'étudier systématiquement, sur une même espèce (*P. zonale*) l'évolution respiratoire des feuilles détachées placées dans différentes conditions : conservation à l'obscurité, avec fourniture d'eau ou à sec, et conservation avec éclairement régulier et alimentation en solution nutritive. Cette évolution a été comparée à celle de feuilles laissées sur les plantes et placées, pour le reste, dans les mêmes conditions.

I. — REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

1° FEUILLES CONSERVÉES A L'OBSCURITÉ ET PROTÉGÉES CONTRE L'APPAUVRISSMENT EN EAU.

En l'absence d'éclairement les feuilles épuisent leurs réserves glucidiques et se trouvent en conditions de « famine » ou d'« inanition ». Elles jaunissent, puis perdent leur turgescence ; c'est alors la désorganisation cellulaire, éventuellement compliquée d'une invasion bactérienne ou fongique.

BLACKMAN, dont les travaux ont été rapportés par JAMES (1953), fut l'initiateur des mesures respiratoires faites dans ces conditions. Il mit au point un dispositif, souvent utilisé par la suite, permettant de mesurer sans interruption l'émission de CO_2 , par périodes successives de quelques heures. La courbe respira-

toire des feuilles de Laurier-Cerise comporte les phases suivantes : IR élevée (phase 1), décroissance de l'IR (phase 2), IR faible (phase 3), augmentation (phase 4), maximum et décroissance (phase 5), formant une « crise respiratoire de sénescence », durant laquelle la feuille jaunit, enfin une dernière crise (phase 6) que nous appellerons « finale », coïncidant avec le brunissement du limbe et le développement des saprophytes. L'évolution des feuilles de Capucine est semblable, mais plus rapide.

Chez l'Orge, YEMM (1935, 1937) observe une augmentation de l'IR au début de la phase 1, mais GREGORY et SEN (1937) et RICHARDS (1938) observent le contraire ; la crise respiratoire de sénescence est peu distincte ; elle apparaît cependant sur une courbe due à JAMES (1953), où elle coïncide avec le jaunissement.

Les courbes respiratoires des feuilles de Blé (KROTKOV, 1939 ; MOYSE, 1950), de Kikuyu (*Pennisetum clandestinum* Hockst.) et d'Herbe du Soudan (*Andropogon sudanensis* L.) (WOOD et coll., 1943, 1944) sont très proches du schéma de Blackman ; le jaunissement coïncide avec la crise de sénescence ; chez les deux dernières espèces, les feuilles ne brunissent pas et la crise « finale » est absente. Les feuilles de *Kleinia radicans* (THODAY et RICHARDS, 1944) présentent une crise de sénescence et une crise finale particulièrement nettes, mais elles ne jaunissent pas. CHARLES (1954) a retrouvé le schéma de BLACKMAN chez *Atropa belladonna* L. et montré que la crise « finale » est due à la prolifération microbienne ; l'auteur pense, sans preuves décisives, qu'il en est de même de la crise de sénescence.

La seule espèce chez laquelle aucune variation notable de l'IR n'ait été trouvée est la Vigne (DELEANO, 1912).

L'évolution physiologique durant l'inanition est d'autant plus rapide que les feuilles sont plus âgées (Laurier-Cerise : GODWIN et BISHOP, 1927 ; Orge : JAMES, 1953).

Le QR, d'abord voisin de 1, s'abaisse rapidement jusqu'au voisinage de 0,8 (YEMM, 1935 ; MOYSE, 1950 *b*), ce qui traduit le passage des substrats glucidiques aux substrats protidiques (question examinée au chap. IV, paragr. I). L'utilisation d'autres substrats peut devenir importante par la suite : celle du glucoside cyanogénétique chez le Laurier-Cerise (GODWIN et BISHOP, 1927), celle de l'acide oxalique chez l'Oseille (MOYSE, 1950 *b*).

2° FEUILLES ÉCLAIRÉES ET ALIMENTÉES EN EAU.

Des feuilles conservées en lumière diffuse s'appauvrissent progressivement en glucides. Durant les premiers jours de conservation l'IR décroît irrégulièrement, le QR restant voisin de 1 (MOYSE, 1950).

3° FEUILLES ABANDONNÉES A LA DESSICCATION

L'absorption d'oxygène de feuilles de Tabac, abandonnées à 20-21°C, augmente (sans doute en raison de la perte de turgescence) jusqu'au 3^e jour, puis décroît, le QR restant voisin de 1 (BOLLI, 1951) ; à 32° C, dans un courant d'air à 65 p. 100 d'humidité relative, elle décroît constamment (ZELITCH et ZUCKER, 1958).

II. — ÉVOLUTION DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES FEUILLES DÉTACHÉES RÉGULIÈREMENT ÉCLAIRÉES ET ALIMENTÉES EN SOLUTION NUTRITIVE.

1° PRINCIPE

Les feuilles destinées respectivement à être détachées et à rester attachées à titre de témoins étant choisies, on en détermine l'IR repère plusieurs jours de suite. On détache alors les feuilles et on plonge le pétiole dans du liquide de Knop, qui sera renouvelé. Les feuilles détachées sont laissées au même emplacement qu'auparavant : les conditions de milieu sont donc inchangées. Les séances de mesures sont effectuées régulièrement tout au long de la conservation. On détermine chaque jour le poids des feuilles détachées, et, périodiquement, la surface de toutes les feuilles.

2° CHOIX DE L'IR REPÈRE CHEZ LES FEUILLES DÉTACHÉES.

A la suite de la mise à l'obscurité, l'IR des feuilles détachées a habituellement varié comme celle des feuilles attachées (cf. ch. II, paragr. I) ; dans ce cas l'IR « repère » est déterminée conformément à sa définition (chap. II, p. 32).

Mais dans certains cas, on observait que l'émission de CO₂, partant d'une valeur faible, augmentait, pour atteindre un maximum vers la fin de la première heure, puis décroître comme à l'ordinaire. De telles courbes ont été fournies assez souvent par des feuilles apparemment turgescentes (fig. VI.1, courbe A), bien qu'elles aient été obtenues plus régulièrement sur des feuilles flétries (fig. VI.1, courbes B). Une tentative d'interprétation de ces courbes est présentée au chap. VII.

Dans ce cas, la valeur choisie pour l'« IR repère » est celle du maximum ; cette valeur est mesurée à peu près dans le même délai que l'IR repère des courbes habituelles.

3° RÉSULTATS

Après plusieurs expériences préliminaires concernant des séries de feuilles d'âge varié, on a effectué une expérience concernant à la fois des feuilles jeunes (rang 2), des feuilles en fin de

croissance active (rang 3), des feuilles adultes (rang 4) et des feuilles âgées (rangs 7 et 8).

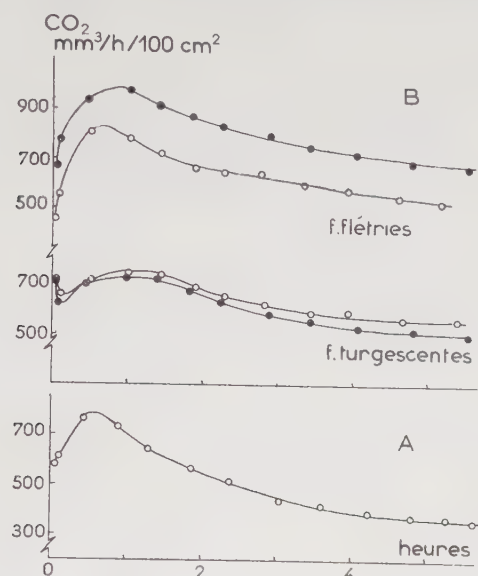


Fig. VI.1. — Types de courbes respiratoires fournies par des feuilles détachées de *P. zonale*, à la suite de la mise à l'obscurité.

A : feuille laissée à sec, non flétrie, puis alimentée en eau au début de la période d'éclairement d'1 h 30 : en bas : constamment alimentées en eau : en haut : abandonnées au flétrissement au début de la période d'éclairement.

Les plantes ont été éclairées, au laboratoire, 16 heures par jour, à 22° C, et les mesures effectuées à la même température, à la fin de la période journalière d'éclairement.

L'examen des résultats (fig. VI.2) montre que :

— chez les feuilles âgées : l'apparition du jaunissement est précoce ; l'IR commence très tôt à augmenter, et atteint un maximum. Durant cette crise respiratoire le jaunissement se développe et le poids diminue, d'abord lentement puis plus vite. L'IR décroît tandis que la feuille se dessèche.

— chez les feuilles adultes : le jaunissement apparaît assez tôt mais ne progresse guère tant que le poids reste constant. L'intensité respiratoire ne change pas au début. Puis, le poids diminue et la crise respiratoire se développe.

— chez les feuilles d'âge intermédiaire : au début le comportement est identique à celui des feuilles adultes ; mais la durée de

survie s'allonge, l'IR diminuant avant d'aborder la lente augmentation de la crise respiratoire. Le poids commence à décroître quand la crise atteint son maximum.

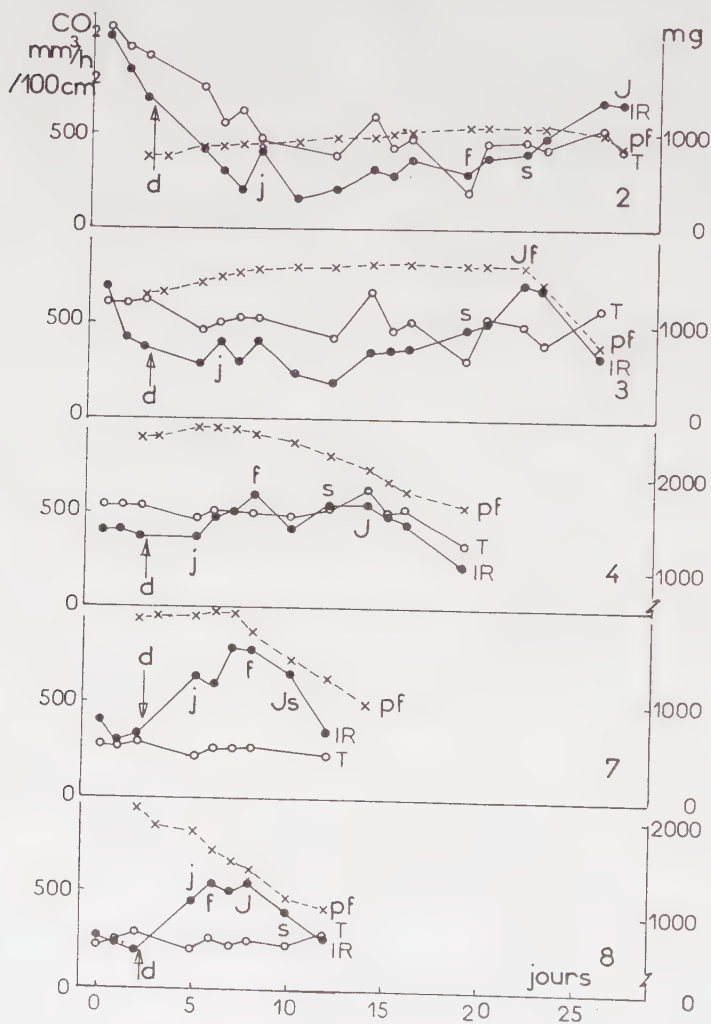


Fig. VI.2. — Variations de l'IR repère (IR) et du poids frais (pf) de feuilles de *P. zonale*, sur pied puis détachées (d) et conservées sur liquide de Knop avec éclaircissement régulier. T : variations de l'IR repère de feuilles témoins sur pied.

Les chiffres indiquent le rang des feuilles, compté à partir du sommet et repéré au début de l'expérience.

j : première tache jaune. — J : jaunissement complet. — f : flétrissement. — s : début de dessiccation.

— chez les feuilles jeunes : le poids augmente, le jaunissement se développe très lentement. L'IR décroît dès le début, puis la crise respiratoire évolue très lentement.

En résumé, *plus la feuille est jeune, plus longue est la survie et plus tardive la crise respiratoire.*

Dans une expérience où les feuilles ont été conservées à l'extérieur, donc à une température variable pouvant atteindre des valeurs assez faibles la nuit, la survie a été prolongée ; la croissance des feuilles jeunes détachées s'est poursuivie. De toute façon, quand les feuilles sont régulièrement éclairées, elles survivent moins longtemps détachées qu'attachées.

III. — ÉVOLUTION RESPIRATOIRE DES FEUILLES DÉTACHÉES, CONSERVÉES A L'OBSCURITÉ AVEC OU SANS FOURNITURE D'EAU, COMPARÉE A CELLE DES FEUILLES ATTACHÉES

A) OBSERVATIONS SUR LES FEUILLES ATTACHÉES ET LES FEUILLES DÉTACHÉES CONSERVÉES SUR EAU DISTILLÉE, EN RAPPORT AVEC LEUR AGE.

1^o Conditions expérimentales :

Des feuilles de rangs 2 et 4, soit détachées et alimentées en eau par le pétiole, soit attachées, sont éclairées durant 21 heures puis placées à 21°C, dans les chambres respiratoires obscures, où elles restent durant toute leur survie. L'IR est mesurée toutes les 1/2 heures. Les plantes portant les feuilles attachées sont régulièrement éclairées, 12 heures par jour.

2^o Résultats (fig. VI.3) :

On n'a pas représenté (fig. VI.3) les accidents du début des courbes, décrits au chap. II, parce que l'échelle des temps est trop courte. On n'a pas représenté non plus les stimulations qui se produisaient, au début de la conservation, quand on ouvrait les chambres pour observer l'état des feuilles.

L'examen des courbes montre que :

— *l'évolution physiologique des feuilles jeunes est plus longue que celles des feuilles adultes*, aussi bien chez les feuilles attachées que chez les feuilles détachées.

— *à âge égal, les feuilles détachées, conservées sur eau distillée, survivent plus longtemps que les feuilles attachées ;*

— on peut résumer ainsi les variations de l'IR :

a. l'IR décroît assez rapidement durant les premières 24 heures;

b. elle décroît ensuite de plus en plus lentement puis amorce une remontée qui conduit à :

c. une crise respiratoire au cours de laquelle l'IR atteint un maximum ;

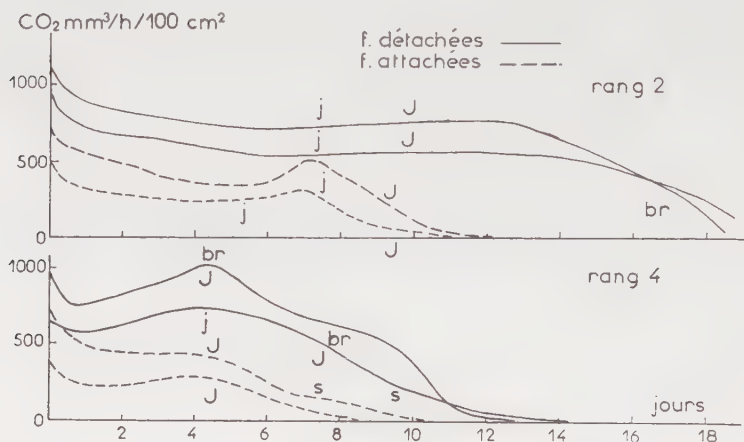


Fig. VI.3. — Courbes respiratoires de feuilles de rangs 2 et 4 conservées dans les chambres respiratoires obscures. Température : 21,5°C.
j : début de jaunissement. — J : jaunissement complet. — br : taches brunes.
— s : début de dessiccation.

d. enfin l'IR décroît continuellement pendant que la feuille se flétrit et se dessèche, du pourtour vers le centre. Des taches brunes peuvent apparaître localement.

— les différentes phases sont plus ou moins développées suivant les cas. Chez les feuilles adultes, à évolution assez rapide, la phase b est très brève. Le tracé de la crise respiratoire, d'autre part, peut s'aplatir en une simple ondulation ou même en une portion horizontale, sans qu'on puisse mettre ces variations en rapport avec le traitement subi ou l'âge.

— le phénomène de jaunissement ne se place pas toujours au même moment par rapport à l'évolution respiratoire. Par exemple, pour les feuilles jeunes attachées, le jaunissement complet n'est atteint que 2 jours après le maximum de la crise respiratoire, alors qu'il est déjà réalisé avant ce maximum pour les feuilles détachées. Des différences du même genre se rencontrent chez les feuilles adultes.

B) OBSERVATIONS SUR LES FEUILLES ATTACHÉES, ET LES FEUILLES DÉTACHÉES CONSERVÉES À SEC OU SUR EAU DISTILLÉE, EN RAPPORT AVEC LEUR ÉTAT INITIAL

1^o Conditions expérimentales :

On utilise des feuilles de rang 3 portées par 8 plantes différentes. Celles-ci sont placées au laboratoire 24 heures à l'avance : 4 plantes sont éclairées continuellement, 4 sont maintenues à l'obscurité. Les mesures sont faites à 20,5°C ; l'humidité relative de l'air est de 65 p. 100. 2 h 30 après le début des mesures, 6 feuilles sont détachées : 2 sont placées sur eau distillée, 4 sont laissées à sec, l'extrémité du pétiole colmatée par du vacoplast ; 2 sont laissées sur pied. L'expérience se poursuit comme la précédente.

2^o Résultats (fig. VI.4) :

Ici encore on n'a pu faire figurer sur les courbes les accidents de courte durée.

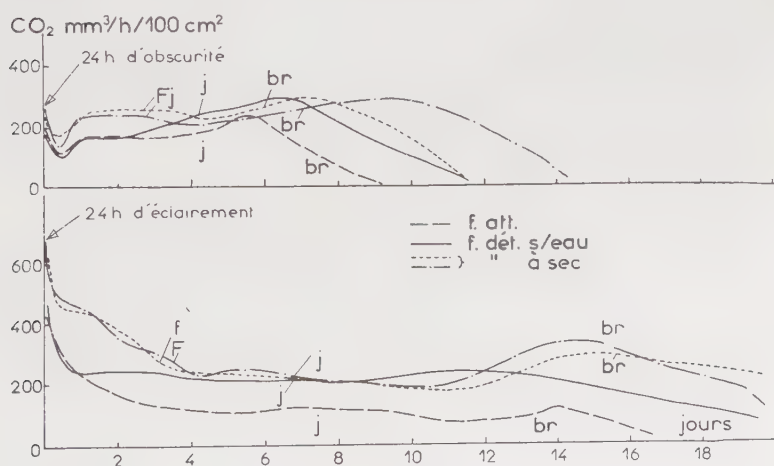


Fig. VI.4. — Courbes respiratoires de feuilles de rang 3 conservées dans les chambres respiratoires obscures, soit attachées, soit détachées (à sec ou sur eau distillée). Température : 20,5°C. En haut : feuilles placées au préalable à l'obscurité durant 24 heures, sur pied. En bas : feuilles éclairées au préalable durant 24 heures, sur pied.

f : flétrissement modéré. — *F* : flétrissement accentué. — Autres symboles : voir. fig. VI.3.

La forme générale des courbes respiratoires obtenues est la même que dans l'expérience précédente. Les courbes fournies par les feuilles placées au préalable à l'obscurité durant 24 heures présentent au début une oscillation assez marquée qui est proba-

blement due à la manipulation des limbes au moment de la mise en place des chambres (cf. chap. II, p. 41). La crise respiratoire présente un maximum bien marqué, sauf pour 2 courbes, sur lesquelles il est plus aplati. Comme dans l'expérience précédente, le jaunissement n'est pas étroitement lié à l'évolution respiratoire ; certaines feuilles n'ont même pas jauni complètement. Enfin plusieurs feuilles ont présenté des taches brunes, soit au moment de la crise respiratoire, soit après.

La survie des feuilles qui, avant le début des mesures, avaient été éclairées durant 24 heures est plus longue de 5 à 8 jours que celle des feuilles qui avaient été maintenues à l'obscurité. Évidemment ces dernières se trouvaient déjà, au début de l'expérience, en conditions d'inanition, alors que les premières contenaient des quantités importantes de métabolites, en particulier de glucides (cf. chap. IV, fig. IV.2).

Dans chacune des deux séries de limbes, les feuilles attachées ont survécu le moins longtemps ; *parmi les feuilles détachées, ce sont celles qui ont été laissées à sec qui se sont conservées le plus longtemps* bien qu'elles se soient évidemment flétries les premières. On peut remarquer que la survie est allongée surtout par l'augmentation du délai d'apparition de la crise respiratoire.

IV. — DISCUSSION

A.) VUE D'ENSEMBLE SUR LES RÉSULTATS OBTENUS

1° Les courbes respiratoires obtenues dans les différents cas étudiés paraissent se rattacher toutes au même type, caractérisé par l'existence d'une crise respiratoire annonçant la mort des tissus ; cette crise se manifeste à des degrés divers, mais il y a toujours au moins un indice de sa présence. A ce sujet, deux remarques importantes doivent être faites :

— les courbes se rapportant aux feuilles régulièrement éclairées sont beaucoup moins détaillées que celles qui concernent les feuilles placées à l'obscurité continue : pour ces dernières l'IR est mesurée toutes les 1/2 heures alors que pour les premières, on ne peut déterminer qu'un point par jour.

— chez l'espèce étudiée (*P. zonale*) l'ensemble des tissus du limbe n'évolue pas de manière homogène : le flétrissement, le jaunissement, le dessèchement commencent par les bords et gagnent progressivement vers le centre : l'IR mesurée pour le limbe entier est la somme des IR de portions dont l'état physiologique est différent, ce qui affaiblit les accidents, en particulier la crise respiratoire.

2° L'homogénéité des résultats obtenus laisse place, bien entendu, à des différences non négligeables, conséquences de l'arrêt de la croissance, de la perte de turgescence, de l'état d'inanition ou de richesse en métabolites. Si l'on considère par exemple les feuilles adultes, on trouve, au début de la conservation, un comportement opposé, suivant qu'elles sont régulièrement éclairées ou maintenues à l'obscurité : à la lumière, elles s'enrichissent en substrats respiratoires, leur IR reste constante ou tend à augmenter ; à l'obscurité elles s'appauvrissent, leur IR diminue. La durée totale de survie dans le premier cas est plus longue que dans le second.

3° La crise respiratoire se produit d'autant plus tôt que la feuille est plus âgée, les phases antérieures de la courbe respiratoire tendant à se raccourcir et à disparaître. GODWIN et BISHOP (1927) ont fait la même observation. MICHAEL (1935) et PARKER (1954) ont également signalé que la survie des feuilles détachées est d'autant plus longue qu'elles sont plus jeunes.

4° Un résultat assez remarquable est la survie plus longue, avec crise respiratoire plus tardive, des feuilles détachées, en inanition à l'obscurité, par rapport aux feuilles attachées placées dans les mêmes conditions ; de plus les feuilles détachées évoluent plus lentement à l'obscurité si on les conserve à sec que si on leur fournit de l'eau distillée. Ce résultat est probablement en rapport avec l'intensité des migrations de métabolites hors du limbe : la feuille sur pied se « vide » au profit du reste de la plante ; dans la feuille placée sur de l'eau distillée, les migrations se font seulement au profit du pétiole et du liquide dans lequel il plonge ; ce phénomène est forcément très réduit dans les feuilles conservées à sec. On a vu (chap. IV, paragr. IV) qu'à l'obscurité des glucides, et particulièrement l'amidon, disparaissent beaucoup plus rapidement des feuilles attachées que des feuilles détachées, ce qui concorde avec les observations de PENOT (1960) sur *Pelargonium* sp. PENOT note aussi que les feuilles jeunes attachées sont moins rapidement dépourvues d'amidon que les feuilles adultes. En somme le délai nécessaire à l'épuisement des réserves glucidiques serait un facteur important de la durée de survie ; cela expliquerait les résultats de l'expérience (paragr. III, B) où l'on a comparé des feuilles préalablement maintenues soit à l'obscurité, soit à la lumière durant 24 heures.

Les migrations concernent aussi d'autres métabolites utilisables par la respiration durant l'inanition. Ainsi MICHAEL (1935) a expérimenté sur des moitiés de feuilles de Capucine, non pétioles ou munies de portions de pétioles plus ou moins longues : le jaunissement est d'autant plus rapide et la perte de substances

azotées par le limbe d'autant plus importante que la portion de pétiole est plus longue.

B) COMPARAISON DES RÉSULTATS OBTENUS AVEC LA COURBE RESPIRATOIRE CLASSIQUE DES FEUILLES EN INANITION

On a vu (paragr. I) que la courbe respiratoire des feuilles en inanition de beaucoup d'espèces présente, conformément au schéma de BLACKMAN, 2 crises respiratoires : la crise « de sénescence » qui est fréquemment, mais non obligatoirement, accompagnée du jaunissement, et la crise « finale », d'importance fort variable, due à la prolifération des saprophytes ; cette dernière se produit en général chez la feuille déjà jaunie, ayant perdu sa turgescence et montrant des signes de désorganisation cellulaire.

Dans le cas des feuilles de *P. zonale* on ne trouve qu'une seule crise. Elle se développe d'une façon assez indépendante du jaunissement ; le jaunissement total peut être réalisé à différents moments de l'évolution respiratoire. D'autre part le jaunissement est habituellement suivi à brève échéance du dessèchement du limbe, sans qu'il y ait d'indices d'une prolifération importante de saprophytes ; dans un certain nombre de cas des taches brunes, d'étendue toujours restreinte, sont apparues : la crise respiratoire n'est ni plus ni moins importante dans ces cas qu'en l'absence de brunissement. Il est donc raisonnable d'admettre que la crise observée chez *P. zonale* est une crise de « sénescence » et que la crise finale manque, comme cela se produit chez d'autres espèces (paragr. I).

C) CRISES RESPIRATOIRES PRÉCÉDANT LA CHUTE DES FEUILLES

Une crise respiratoire précédant la chute des feuilles à l'automne a été signalée chez un certain nombre d'espèces : chez certaines les feuilles rougissent (*Parthenocissus vitacea* : EBERHARDT, 1955), chez la plupart elles jaunissent, du moins habituellement : Fraisier (ARNEY, 1947) *Pterocarya caucasica*, *Aesculus humilis* (EBERHARDT, 1955), *Ginkgo biloba*, *Betula lutea*, *Liriodendron tulipifera* (FISCHER, 1960), Pommier (CARLIER, 1959) ; FRIEDRICH et SCHMIDT (1959) en ont trouvé des indices chez le Pommier, le Poirier, le Cerisier et le Prunier. Une telle crise précédant la chute existe aussi chez *Acer platanoides* (fig. VI. 5).

D'après FISCHER (1960), chez les espèces dont les feuilles ne jaunissent pas à l'automne, il n'y a pas de crise respiratoire. Mais il faut remarquer que même chez les feuilles qui jaunissent il n'y a pas de relation étroite entre l'évolution du jaunissement et celle de la respiration. Chez le Fraisier (ARNEY, 1947) et le Pommier (CARLIER, 1959) des feuilles peuvent présenter une crise respiratoire, puis tomber sans avoir jauni.

La chute est précédée d'une protéolyse intense, et d'une évacuation plus ou moins importante des glucides et protides des feuilles vers les organes vivaces (COMBES et KOHLER, 1922 ; COMBES, 1926 ; COMBES et PINEY, 1929).

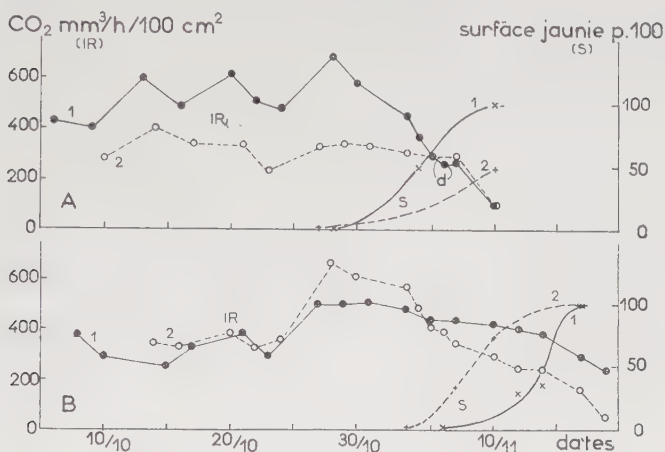


Fig. VI.5. — Variations de l'IR repère de feuilles de 2 pieds d'Erable (*Acer platanoides* L.) A et B, à l'automne 1959.
d : chute.

Chez *P. zonale*, la chute n'est pas automnale : sur un pied en végétation normale, tandis que de nouvelles feuilles apparaissent au sommet, les plus anciennes jaunissent ; sur des plantes cultivées au laboratoire en conditions constantes (20°C, 16 heures d'éclairement journalier), l'IR de la plupart des feuilles présente alors une oscillation dont l'amplitude est du même ordre de grandeur que la crise respiratoire de sénescence des feuilles conservées à l'obscurité (fig. VI.6).

Les effets des traitements défoliants ont été étudiés sur le Cotonnier (HALL et LANE, 1952) et les arbres fruitiers (RAKITIN et IMAMALIEV, 1959). Les substances employées (endothal, chlorate de magnesium, etc...) augmentent l'intensité respiratoire, provoquent la disparition des réserves glucidiques, l'appauvrissement en composés azotés, et accélèrent la production d'éthylène ; cette dernière substance provoque également la chute des feuilles et l'élévation de leur intensité respiratoire (HERRERO et HALL, 1960).

Une crise respiratoire peut également être déclenchée par la sécheresse, d'autant plus tôt que les feuilles sont plus âgées. Le jaunissement et la chute sont alors inévitables (chap. III).

Il semble bien, au total, qu'une crise respiratoire soit généralement associée aux processus physiologiques menant irrémédiablement à la mort des tissus foliaires ; une étude complète de ces processus devrait concerner le plus grand nombre possible de phénomènes migratoires, métaboliques, enzymatiques et hormonaux. Les recherches décrites dans le présent travail représentent une contribution à cette étude.

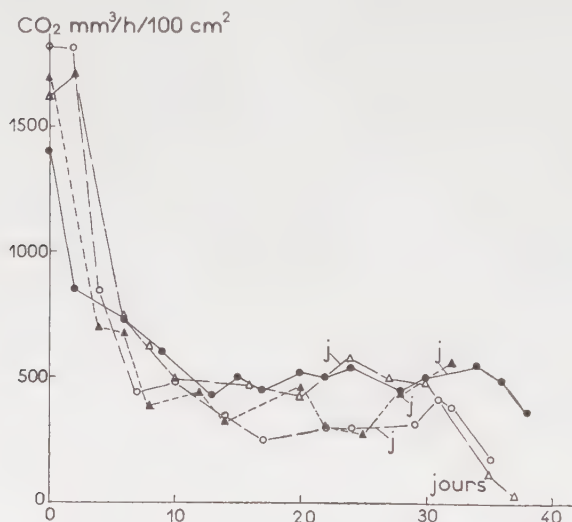


Fig. VI.6. — Variations de l'IR de 4 feuilles de *P. zonale*, portées par des pieds cultivés au laboratoire en conditions constantes : 20°C, 16 heures d'éclairage journalier.

CHAPITRE VII

VUE D'ENSEMBLE SUR LES RÉSULTATS

Les problèmes étudiés dans ce travail se rapportent à trois aspects de la physiologie des feuilles : la variation de l'émission de CO_2 à la suite du passage de la lumière à l'obscurité, les relations entre l'intensité respiratoire et les modifications de l'état hydrique, les phénomènes respiratoires de la sénescence. Dans ce dernier chapitre on rappellera brièvement les principaux résultats expérimentaux et on les situera par rapport aux résultats et aux interprétations des travaux antérieurs.

I. — VARIATIONS DE L'ÉMISSION DE CO_2 A LA SUITE DU PASSAGE DE LA LUMIÈRE A L'OBSCURITÉ

Quand on place une feuille préalablement éclairée dans une chambre obscure, l'émission de CO_2 décroît durant plusieurs heures, voire plusieurs jours (fig. VI.3 et VI.4). Mais cette décroissance générale ne s'établit pas instantanément : il y a d'abord soit une augmentation initiale (fig. VI.1) soit une chute initiale rapide suivie d'un « accident » qui peut varier d'un simple point d'inflexion à un maximum (fig. II.1).

A.) LE DÉBUT DES COURBES

Les auteurs opérant dans les délais adéquats ont pour la plupart mis en évidence une chute initiale de l'émission de CO_2 (p. 25). DECKER (1955, 1957) y voit la conséquence d'une stimulation de l'IR durant l'exposition à la lumière. Les résultats du présent travail suggèrent une autre interprétation. Notons d'abord qu'ils ne peuvent être dus à un effet thermique (la température étant constante), ni au changement de la vitesse ou de l'humidité relative de l'air ambiant (p. 38 à 40) ; les effets de la manipulation des limbes lors de la mise en place des chambres sont très faibles (p. 45), ou nuls (p. 53). Les variations initiales de l'émission de CO_2 peuvent au contraire s'expliquer en partie par le jeu de la

diffusion du CO_2 de l'atmosphère intercellulaire vers l'atmosphère extérieure.

L'absorption de CO_2 par une feuille éclairée implique un gradient négatif des tensions de ce gaz de l'atmosphère extérieure vers l'atmosphère intercellulaire ; à l'obscurité le dégagement de CO_2 implique un gradient de sens inverse. Pendant l'inversion du gradient, qui se produit à la suite du passage de la lumière à l'obscurité, la vitesse d'émission du CO_2 est différente de sa vitesse de production.

Le cas le plus simple est celui où la résistance à la diffusion du CO_2 ne varie pas. Si de plus la concentration de CO_2 dans l'air ambiant ne varie pas sensiblement (ce qui est le cas dans nos expériences) l'inversion du gradient se fait uniquement par augmentation de la tension de CO_2 dans l'atmosphère intercellulaire : l'émission de CO_2 est donc inférieure à la production par les cellules. Si la résistance à la diffusion est grande (stomates fermés), la concentration du CO_2 intercellulaire doit atteindre une valeur élevée pour que la vitesse d'émission égale la vitesse de production : la feuille « stocke » du CO_2 , et la courbe d'émission se rapproche lentement de la courbe de production (fig. VII.1, A). Des courbes expérimentales de ce type ont été obtenues avec des feuilles flétries attachées (fig. III.2) ou détachées (fig. VI.1, B), ou des feuilles détachées ayant subi un début de flétrissement (fig. VI.1, A), c'est-à-dire justement des feuilles dont les stomates étaient probablement déjà fermés à la lumière.

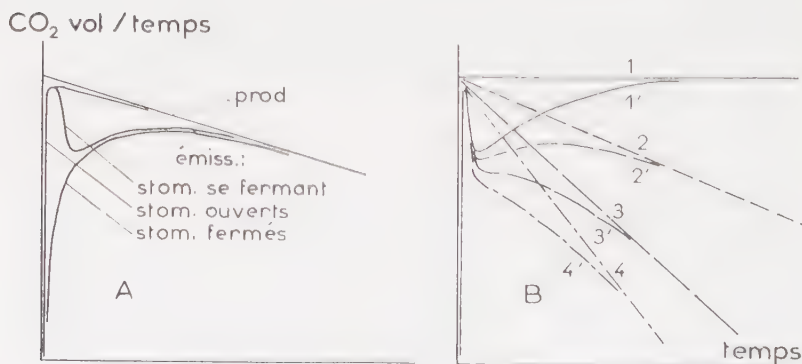


Fig. VII.1. — Courbes théoriques montrant la distinction entre production et émission de CO_2 .

A : influence du degré d'ouverture stomatique sur l'émission de CO_2 .

B : influence de la pente de la courbe de production (1, 2, 3, 4) sur la forme de la courbe d'émission (1', 2', 3', 4').

Si les stomates sont ouverts, la résistance à la diffusion est faible : la courbe d'émission se rapproche très vite de la courbe de production (fig. VII.1, A). Le phénomène est trop rapide pour être enregistré par notre dispositif expérimental : on enregistre dès le début une valeur élevée de l'émission (fig. II.1). Mais la fermeture des stomates, qui se produit alors, augmente la résistance à la diffusion : la concentration du CO_2 intercellulaire s'accroît, la courbe d'émission s'abaisse au dessous de la courbe de production : c'est la « chute initiale » de nos courbes expérimentales, fournies par les feuilles turgescentes sur pied (fig. II.1) ; les 2 courbes se rejoignent quand un nouvel état d'équilibre est atteint (fig. VII.1, A).

Pour un même volume de CO_2 « stocké » (volume proportionnel à l'aire comprise entre les deux courbes), la forme de la courbe d'émission dépend de la pente de la courbe de production : le diagramme B de la fig. VII.1 fait apparaître une série de tracés semblables à ce que nous avons appelé « accident respiratoire » : maximum ou point d'inflexion à tangente soit horizontale soit inclinée. On voit cet « accident respiratoire » s'affaiblir quand la pente de la courbe de production augmente : expérimentalement on a trouvé une telle corrélation entre la forme de « l'accident respiratoire » et le « taux de décroissance moyen ». Même la courbe 1' a été rencontrée expérimentalement (CARLIER, 1959 a).

Ainsi la forme des courbes expérimentales d'émission du CO_2 peut s'expliquer d'une part par une décroissance générale, liée au métabolisme, d'autre part par le jeu des phénomènes intervenant dans la diffusion. Evidemment cette interprétation ne doit pas impliquer de valeurs excessives pour la concentration de CO_2 atteinte à l'obscurité dans l'atmosphère intercellulaire.

La courbe de production peut être tracée en prolongeant, vers l'axe des ordonnées, la partie de la courbe expérimentale, qui fait suite à « l'accident respiratoire » (fig. VII.2). La quantité de CO_2 « stockée », proportionnelle à l'aire comprise entre les deux courbes, est généralement comprise entre 50 et 150 mm^3 (à 20°C et 760 mm de mercure) pour une portion de feuille de 100 cm^2 . Le volume total d'une telle portion est d'environ 3000 mm^3 , dont le volume intercellulaire représente, selon HEATH (1941), 25 p. 100. En tenant compte de la dissolution dans les liquides cellulaires, le calcul donne alors pour la concentration en CO_2 de l'atmosphère intercellulaire, à l'obscurité, des valeurs de 2 à 6 p. 100. Ces valeurs sont de l'ordre de grandeur des plus faibles concentrations de CO_2 mesurées dans l'atmosphère interne des fruits (ULRICH, 1952 ; ULRICH et MARCELLIN, 1955). Elles sont donc compatibles avec un fonctionnement physiologique normal ; elles pourraient tou-

tefois expliquer en partie la décroissance générale de l'intensité respiratoire à l'obscurité, comme le fait remarquer STILES (1960).

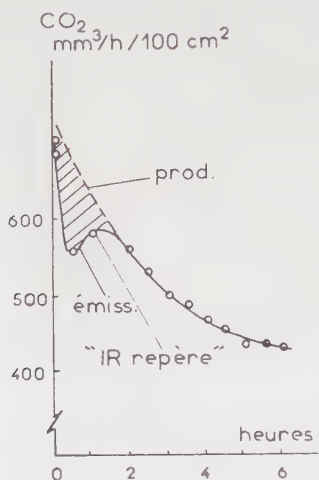


Fig. VII.2. — Évaluation du volume de CO_2 supposé accumulé dans l'atmosphère foliaire par suite de la fermeture des stomates ; ce volume est représenté par l'aire en hachures comprise entre la courbe d'émission (expérimentale) et la courbe de production (extrapolée à partir de la précédente).

B) LA DÉCROISSANCE GÉNÉRALE DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE A L'OBSCURITÉ

Cette décroissance est un phénomène général (v. p. 24 et 25), aussi bien chez les feuilles que chez les algues. Est-elle due à la disparition progressive des glucides qui se produit en même temps ? Les opinions sur ce point sont assez variées.

Chez les espèces étudiées, et dans les conditions expérimentales réalisées ici, la décroissance générale de l'IR jusqu'à la 6^e heure (« taux de décroissance moyen », p. 28) est d'autant plus importante que la durée de l'éclairement reçu au préalable est plus courte ; cela suggère que l'intensité respiratoire à l'obscurité est déterminée par la concentration des substrats disponibles, résultant de l'activité photosynthétique antérieure. Plus précisément chez *P. zonale*, on a pu établir une relation entre les variations de l'IR et celles de la teneur en saccharose (p. 68-70 et chap. IV). Toutefois cette relation disparaît dans les feuilles particulièrement riches en glucides, sans que la décroissance de l'IR à l'obscurité soit totalement supprimée.

Il faut donc conclure qu'il existe d'autres facteurs influant sur l'IR des feuilles, qui n'ont pas été étudiés dans ce travail.

C) VALEUR THÉORIQUE DES MESURES D'ÉMISSION DE CO_2

Si l'interprétation proposée ci-dessus (A) est exacte, la valeur choisie pour « IR repère » (chap. II, p. 32) est en réalité légèrement inférieure à la production réelle de CO_2 au même moment ; toutefois quand la courbe d'émission présente un maximum (fig. VII.1, diagramme B, courbe 2') l'erreur est probablement de l'ordre de grandeur des erreurs commises sur les mesures (fig. VII.2).

Une difficulté plus sérieuse vient de la possibilité d'une fixation de CO_2 à l'obscurité. Ce phénomène, fort important chez les plantes à variations nycthémérales d'acidité (voir RANSON et THOMAS, 1960), existe aussi dans les feuilles d'autres espèces : Haricot (DOMAN, 1956), Soja, Orge, *Xanthium* (SEN et LEOPOLD, 1956), Blé (KROTKOV, RONECKLES et THIMANN, 1958), Tabac (KUNITAKE, STITT et SALTMANN, 1959), Epinard (SIU, 1962), Avocat (CLARK, WALLACE et MUELLER, 1961). La réaction de fixation paraît être la formation d'oxaloacétate aux dépens du phosphoénolpyruvate (BANDURSKI et GREINER, 1953) ; les enzymes catalysant cette réaction sont très répandus chez les végétaux (MAZELIS et VENNESLAND, 1957). L'importance de cette fixation par rapport à la production de CO_2 a été très peu étudiée : chez le Blé elle est du même ordre de grandeur, mais chez le pois elle est négligeable (KROTKOV et al., 1958). Une telle fixation a probablement lieu chez *P. zonale*, plante riche en acides malique et tartrique ; son importance est sans doute faible (p. 38) ; c'est ainsi que, dans une expérience faite dans l'appareil de Warburg, on a trouvé un QR de 1,03 à 25°C.

II. — INTENSITÉ RESPIRATOIRE ET VARIATIONS DE L'ÉTAT HYDRIQUE

A) PERTES D'EAU

Chez *P. zonale*, les pertes d'eau rapides, subies par des feuilles sur pied (fig. III.9) ou détachées (fig. III.8) provoquent une augmentation de l'IR, alors que les pertes d'eau plus lentes, dues au dessèchement du sol, entraînent une chute de l'IR, d'autant plus importante que les feuilles sont plus jeunes (fig. III.3 à III.5).

L'augmentation d'IR semble être une conséquence directe de la perte d'eau, alors que la diminution résulterait de l'appauvrissement en glucides, surtout en saccharose (p. 70). On retrouve ainsi les idées de PETNOV (1954), mais c'est la première fois qu'une telle différence de comportement, dépendant de la vitesse de perte d'eau, est démontrée chez la même espèce.

D'après STOCKER (1961), une plante soumise à la sécheresse passe par les phases de « réaction », « restitution » et « endurcissement », au cours desquelles l'IR, successivement, augmente, puis diminue et enfin tombe au dessous de sa valeur normale. Ce schéma n'a pas été retrouvé ici, pas plus que dans le travail de BRIX (1962). Les effets respiratoires de la sécheresse dépendent plus de l'espèce que ne l'admet STOCKER.

B) FOURNITURE D'EAU

La fourniture d'eau par le pétiole provoque l'émission immédiate d'une bouffée de CO_2 (« réaction initiale »), suivie d'une oscillation plus lente de l'IR (« réaction principale »). La « réaction principale » paraît correspondre aux phénomènes de « réactivation » déjà connus (v. STOCKER, 1961) mais la « réaction initiale » n'a jamais été décrite auparavant. Pour la mettre en évidence, il faut, bien entendu, des mesures faites dans les délais convenables, et de plus, des conditions favorables à une réhydratation rapide donnant lieu à un effet de choc qui peut se poursuivre même si la fourniture d'eau est suspendue.

La capacité à réagir à la perte d'eau comme à la réhydratation diminue lors du vieillissement des feuilles.

III. — LES PHÉNOMÈNES RESPIRATOIRES DE LA SÉNESCENCE

Une crise respiratoire de sénescence se produit chez la plupart des espèces, soit à l'époque de la chute naturelle des feuilles, soit à la fin de leur survie à l'état détaché (p. 114). Les résultats du chap. VI ne font que confirmer, dans le cas de *P. zonale*, l'existence de cette crise, dans les différentes conditions de vieillissement des feuilles.

La sécheresse prolongée déclenche un processus irréversible qui conduit à la mort des feuilles et qui comporte également une crise respiratoire (p. 58). Ce résultat nouveau suggère que des conditions défavorables différentes doivent induire dans les tissus foliaires un même processus fatal, dont la crise respiratoire est un élément.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Sauf impossibilité, on a adopté les abréviations indiquées par la « *Liste des périodiques analysés par le bulletin signalétique*, 1^{re} et 2^e parties, et de leurs abréviations », Centre de Documentation du C.N.R.S., Paris 1959, 54 p.

Le signe * indique les publications dont il n'a été possible de consulter qu'un résumé.

Les titres russes ont été traduits et placés entre parenthèses.

- ALLERUP (S.), 1961. — Stem cutting and water movement in young barley plants. *Physiol. Plant.*, Danem., **14**, 632-637.
- ALLSOPP (A.), 1955. — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXVII. Investigations on *Marsilia*. 5. Cultural conditions and morphogenesis, with special reference to the origin of land and water forms. *Ann. Bot. GB*, **19**, 247-264.
- ARNEY (S.E.), 1947. — The respiration of strawberry leaves attached to the plant. *New Phytologist*, GB, **46**, 68-96.
- ASHTON (F.M.), 1956. — The effects of a series of cycles of alternating low and high soil water contents on the rate of apparent photosynthesis in sugar cane. *Dissert. Abstr. USA*, **16**, 437.
- AUDUS (L.J.), 1939. — Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. II. Investigations of a number of angiospermic species. *New Phytologist*, GB, **38**, 284-288.
- BANDURSKI (R.S.) et GREINER (C.M.), 1953. — The enzymatic synthesis of oxalacetate from phosphoenolpyruvate and carbon dioxide. *J. Biol. Chem. USA*, **204**, 781-786.
- BARNER (J.), 1955. — Der tageszyklische Verlauf von Assimilation und Atmung im Lichte Stoffproduktion analytischer Vergleich-untersuchungen. *Ber. dtsh. bot. Gesellsch.*, **68**, 271-274.
- * BATIUK (V.P.), RYBALKO (E.F.) et OKANENKO (A.S.), 1959a. — (Dispositif pour la détermination de la respiration et de la photosynthèse dans les conditions naturelles). *Nauch. Trudy Ukrain. nauch-Issledovatel. Inst. Fiziol. Rast.*, **16**, 125-140.
- BATYUK (V.P.), RYBALKO (E.F.) et OKANENKO (A.S.), 1959 b. — A Photoelectric planimeter for measuring leaf area. *Biol. Plantarum*, **1**, 167-175.
- BIDWELL (R.G.S.), KROTKOV (G.) et REED (G.B.), 1955. — The influence of light and darkness on the metabolism of radioactive glucose and glutamine in wheat leaves. *Canad. J. Bot.*, **33**, 189-196.
- BLOOM (B.) et STETTEN (D.), 1953. — Pathways of glucose catabolism. *J. amer. chem. Soc.*, **75**, 5446.

- BOLLI (M.), 1951. — L'andamento del fenomeno respiratorio durante l'appassimento nei vegetali superiori. Esperienze sul Tabacco. *Il Tabacco*, **55** (627), 326-338.
- BOSIAN (G.), 1960. — Zum Küvettenklimaproblem : Beweisführung für die nicht-existenz 2-gipfelter Assimilation-Kurven, bei Verwendung von Klimatisierten Küvetten. *Flora Dtsch.*, **149**, 167-188.
- BOURDEAU (Ph.), 1962. — Methodology of plant CO₂ exchange measurements by infra-red absorption techniques, in the field and under controlled conditions. *C.R. du colloque International sur la méthodologie de l'Écophysiologie végétale*, Montpellier (sous presse).
- BRACKETT (F.S.), OLSON (R.A.) et CRICKARD (R.G.), 1953. — Respiration and intensity dependance of photosynthesis in *Chlorella*. *J. gen. Physiol., USA*, **36**, 529-561.
- BRIX (H.), 1962. — The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol. Plant., Danem.*, **15**, 10-20.
- BROWN (A.H.), 1953. — The effects of light on respiration, using isotopically enriched oxygen. *Amer. J. Bot.*, **40**, 719-729.
- CARLIER (G.), 1959 a. — Influence de la durée d'éclairement préalable sur les résultats des mesures de l'intensité respiratoire de feuilles non détachées de *Pelargonium zonale* L. *J. Recher. CNRS Fr.*, **48**, 191-198.
- CARLIER (G.), 1959 b. — Variations de l'intensité respiratoire des feuilles de Pommier en place sur les rameaux, avant et pendant la période de jaunissement et de chute. *C.R. Acad. Sci. Fr.*, **248**, 592-595.
- CARLIER (G.), 1960. — Etude des variations de l'intensité respiratoire des feuilles de Pommier sur pied, provoquées par le dessèchement et la réhumectation du sol. *C.R. Acad. Sci. Fr.*, **253**, 898-900.
- CARLIER (G.), 1963. — Influence de la section du pétiole et de la fourniture d'eau sur l'intensité respiratoire des feuilles de *Pelargonium zonale* L. à l'obscurité. *Physiol. vég. Fr.*, **1**, 257-271.
- ČATSKÝ (J.), 1962. — Water saturation deficit in the wilting plant. The preference of young leaves and the translocation of water from old into young leaves. *Biol. Plantarum*, **4**, 306-314.
- ČATSKÝ (J.) et SLAVIK (B.), 1960. — (Appareil de campagne pour la détermination de l'intensité de la photosynthèse). *Biol. Plantarum*, **2**, 107-112.
- CHARLES (A.), 1954. — The respiratory fluctuations of starving detached leaves. *New Phytologist, GB*, **53** (1), 81-91.
- CHATTERJEE (B.K.) et DUTTA (P.K.), 1961. — A simple method of determining leaf area in *Mentha arvensis* L. *J. Sci. industr. Res., India, vol. C*, **20**, 359-360.
- CHOUARD (P.) (sans date.) *Cultures sans sol*. La Maison Rustique, Paris, p. 71-72.
- CLARK (R M.), WALLACE (A.) et MUELLER (T.R.), 1961. — Dark CO₂ fixation in avocado roots, leaves and fruit. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **78**, 161-168.

- COMBES (R.), 1926. — Émigration des substances azotées des feuilles vers les tiges et les racines des arbres au cours du jaunissement automnal. *Rev. gén. Bot. Fr.*, **38**, 430-438 ; 510-517 ; 565-579 ; 632-645 ; 673-686.
- COMBES (R.) et KOHLER (D.), 1922. — Ce que deviennent les hydrates de carbone quand meurent les feuilles des arbres. *C.R. Acad. Sci., Fr.*, **175**, 590-592.
- COMBES (R.) et PINEY (M.), 1929. — Protéolyse et protéogénèse chez les plantes ligneuses au cours de l'été et de l'automne. *C.R. Acad. Sci. Fr.*, **189**, 941-944.
- CRAFTS (A.S.), CURRIER (H.B.) et STOCKING (C.R.), 1949. — *Water in the physiology of plants*. Waltham, Mass., USA. pp. 200 et suivantes.
- CRAMER (M.) et MYERS (J.), 1949. — Effects of starvation on the metabolism of *Chlorella*. *Plant Physiol., USA*, **24**, 255-264.
- DALY (J.M.), KRUPKA (L.R.) et BELL (A.A.), 1962. — Influences of hormones on respiratory metabolism of healthy and rust affected tissues. *Plant Physiol., USA*, **37**, 130-134.
- DECKER (J.-P.), 1955. — A rapid, postillumination deceleration of respiration in green leaves. *Plant Physiol., USA*, **30** (1), 82-84.
- DECKER (J.-P.), 1957. — Further evidence of increased carbon dioxide production accompanying photosynthesis. *J. of solar Energy Sci. Engng.*, **1**, 30-33.
- DECKER (J.-P.) et WIEN (J.D.), 1958. — Carbon dioxide surges in green leaves. *Ibid.*, **2** (1), 39-41.
- DELAHAYE (P.), 1946. — *Quelques expériences portant sur la respiration des végétaux*. Dipl. Ét. sup. Paris (cité d'après DOMIEN, 1949).
- DELEANO (N.), 1912. — Studien über den Atmungstoffwechsel ab-geschnittener Laubblätter. *Jahrbücher f. wiss. Bot.*, **51**, 541-592.
- DOMAN (N.G.), 1956. — (Sur la nature des produits de la fixation du CO₂ par les tissus végétaux à l'obscurité). *Biokhimiya SSSR*, **21**, 77-83.
- DOMIEN (F.), 1949. — Influence de la déshydratation sur la respiration des feuilles des végétaux aériens. *Rev. gén. Bot. Fr.*, **56**, 285-317.
- EATON (F.M.) et EAGLE (D.R.), 1948. — Carbohydrate accumulation in the cotton plant at low moisture levels. *Plant Physiol., USA*, **23**, 169-187.
- EBERHARDT (F.), 1955. — Der Atmungsverlauf alternder Blätter und reifender Früchte. *Planta, Allem.*, **45**, 57-67.
- ENSGRABER (A.), 1954. — Über den Einfluss der Austrocknung auf die Assimilation und Atmung von Moosen und Flechten. *Flora, Dtsch.*, **141**, 432-475.
- FISCHER (H.), 1960. — Über den Gaswechsel vergilbender Laubblätter. *Flora, Dtsch.*, **150**, 416-426.
- FOULGA (I.G.), 1961. — (Méthode simplifiée pour déterminer la surface des feuilles de Pommier). *Fiziol. Rasten., SSSR*, **8** (2), 255-257.
- FRIEDRICH (G.) et SCHMIDT (G.), 1959. — Untersuchungen über das assimilatorisches Verhalten von Apfel, Birne, Kirsche und Pflaume, unter Verwendung eines neu-entwickelten Apparatur. *Arch. Gartenbau, Dtsch.*, 1959, HEFT 5/6, 321-346.

- GAC (A.), 1955. — Contribution à l'étude de l'influence de l'humidité relative et de la vitesse de circulation de l'air sur le comportement des fruits cueillis. Thèse, Paris.
- GIBBS (M.) et BEEVERS (H.), 1955. — Glucose dissimilation in the higher plant. Effect of age of tissue. *Plant Physiol.*, USA, **30**, 343-347.
- GODWIN (H.), 1935. — The effect of handling on the respiration of Cherry-Laurel leaves. *New Phytologist*, GB, **34**, 403-406.
- GODWIN (H.) et BISHOP (L.R.), 1927. — The behaviour of the cyanogenetic glucosides of Cherry-laurel during starvation. *New Phytologist*, GB, **26**, 295-315.
- GREGORY (F.G.) et SEN (P.K.), 1937. — The relation of respiration rate to the carbohydrate and nitrogen metabolism of barley leaf as determined by nitrogen and potassium deficiency. *Ann. Bot.*, GB, N.S., **1**, 521-561.
- GROENWEGEN (H.) et MILLS (J.A.), 1960. — Absorption of mannitol by intact barley shoots. *Austr. J. biol. Sci.*, **13**, 1-4.
- HAGAN (R.M.), PETERSON (M. L.), UPCHURCH (R.P.) et JONES (L.G.), 1957. — Relationships of soil moisture stress to different aspects of growth in ladino clover. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **21**, 360-365.
- HALL (W.C.) et LANE (H.), 1952. — Compositional and physiological changes associated with the chemical defoliation of cotton. *Plant Physiol.*, USA, **27**, 754-768.
- HALLAIRE (M.), 1956. — L'état de l'eau dans le sol et l'alimentation en eau des végétaux. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **2** (1), 1-17.
- HEATH (O.V.S.), 1941. — Experimental studies of the relation between carbon assimilation and stomatal movement. II. The use of the resistance porometer in estimating stomatal aperture and diffusion resistance. *Ann. Bot. GB*, NS **5**, 456-500.
- HÉE (A.), 1930. — Contribution à l'étude de la respiration chez les végétaux. Thèse, Strasbourg, (cité d'après DOMIEN, 1949).
- HENCKEL (P.A.) et TSVETKOVA (I.V.), 1960. — (Application des cultures sur gravier à l'étude de la sécheresse du sol et de l'atmosphère). *Fiziol. Rasten. SSSR*, **7**, 610-615.
- HENDRICKSON (A.H.) et VEIHMEYER (F.J.), 1929. — Irrigation in experiments with peaches in California. *Calif. Agr. exp. Stat.*, Bull. **479**, 56 pp ; cité d'après SLATYER, 1957.
- HENDRICKSON (A.H.) et VEIHMEYER (F.J.), 1954. — Some factors affecting absorption of moisture by plant roots. *VIII^e Congrès Internl. Bot. Paris*. Rapp. et Comm. section **12**, 198-202.
- HENRICI (M.), 1943. — Data on the sugar and starch content of some fodder plants under different physiological conditions. *S. afr. J. Sci.*, **40**, 157-161.
- HENRICI (M.), 1945. — The effect of wilting on the direct assimilats of lucerne and other fodder plants. *S. afr. J. Sci.*, **41**, 204-211.
- HERRERO (F.A.) et HALL (W.C.), 1960. — General effects of ethylene on enzyme systems in the cotton leaf. *Physiol. Plantl., Danem.*, **13**, 736-750.
- HUBER (B.) et RUSCH (J.), 1961. — Ueber den Anteil von Assimilation und Atmung bei Pappelblättern. *Ber. dtsh. bot. Gesellsch.*, **74** (2), 55-63.

- ILJIN (W.S.), 1923. — Einfluss des Welkens auf die Atmung der Pflanzen. *Flora, Dtsch.*, **116**, 379-403.
- ILJIN (W.S.), 1957. — Drought resistance in plants and physiological processes. *Annu. Rev. Plant Physiol., USA*, **8**, 257-273.
- JACKSON (W.T.), 1962. — Use of Carbowaxes (polyethylene glycols) as osmotic agents. *Plant Physiol., USA*, **37**, 513-519.
- JAMES (W.O.), 1953. — *Plant respiration*, Oxford : pp. 40 à 61.
- JANES (B.E.), 1961. — Use of polyethylene-glycol as a solvent to increase the osmotic pressure of nutrient solutions in studies on the physiology of water in plants. *Plant Physiol. USA*, **36** (suppl.), XXIV-XXV.
- KISSELEW (N.W.), 1927. — Zur frage der Stärkeabbaues beim Welken der Bältter. *Planta, Allem.*, **4**, 607-616.
- KOCH (W.), 1957. — Der Tagesgang der « Produktivität der Transpiration ». *Planta, Allem.*, **48**, 418-452.
- KOCH (W.) et KELLER (Th.), 1961. — Der Einfluss von Alterung und Abschneiden auf den CO₂-Gaswechsel von Pappelblättern. *Ber. dtsh. bot. Gesellsch.*, **74** (2), 64-74.
- KOK (B.), 1952. — On the efficiency of Chlorella growth. *Acta bot. neerl.*, **1** (3), 446-460.
- KROTKOV (G.), 1939. — Carbohydrate and respiratory metabolism in the isolated starving leaf of wheat. *Plant. Physiol., USA*, **14**, 203-226.
- KROTKOV (G.), RONECKLES (V.C.) et THIMANN (K.V.), 1958. — Effect of light on the CO₂ absorption and evolution by Kalanchoë, wheat and pea leaves. *Plant Physiol., USA*, **33**, 289-292.
- KUNITAKE (G.), STITT (C.) et SALTMAN (P.), 1959. — Dark fixation of CO₂ by tobacco leaves. *Plant. Physiol. USA*, **34**, 123-127.
- LAGERWERFF (J.V.), OGATA (G.) et EAGLE (H.E.), 1961. — Control of osmotic pressure of culture solutions with polyethylene glycol. *Science, USA*, **133** (3463), 1486-1487.
- LAINÉ (P.) et GAC (A.), 1951. — Installation expérimentale comportant de petites cellules dans lesquelles on peut régler à volonté et maintenir constantes et homogènes les conditions de température, degré hygrométrique et vitesse de circulation d'air. *Compte rendu du VIII^e Congrès international du Froid, Londres*, p. 292.
- LANGE (O.L.), 1962. — Eine « Klapp-Küvette » zur CO₂-Gaswechselregistrierung an Blättern von Freilandpflanzen mit dem URAS. *Ber. dtsh. bot. Gesellsch.*, **75** (2), 41-50.
- LEBLOND (C.), 1956. — Mesure de l'intensité respiratoire des organes végétaux à l'aide de l'analyseur de gaz par absorption de rayonnement infra-rouge. *J. Rech. CNRS, Fr.*, **36**, 293-300.
- LEBLOND (C.), 1958. — Un laboratoire mobile pour l'étude de la respiration des organes aériens des végétaux en place. *Rev. Gén. de Bot. Fr.*, **65**, 523-538.
- LEBLOND (C.) et ULRICH (R.), 1956. — Technique pour l'étude de la respiration des organes aériens des végétaux en place. *J. Rech. CNRS Fr.*, **37**, 365-370.
- LEMÉE (G.), 1959. — Le bilan d'eau des plantes vasculaires dans ses rapports avec l'humidité du sol. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **5** (3), 118-131.

- LERMAN (R.I.), 1956. — (Variations du métabolisme glucidique chez l'Orge en relation avec une humidité élevée du sol). *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **108**, 1191-1193.
- LOUGUET (Ph.), 1963. — Communication personnelle.
- LUŠTINEC (J.) et POKORNÁ (V.), 1962. — Alternation of respiratory pathways during the development of wheat leaf. *Biol. Plantarum*, **4**, 101-109.
- LUŠTINEC (J.), POKORNÁ (V.) et RČŽICKÁ (J.), 1962. — Activation of glycolysis and inhibition of glucose transport into leaves by fluoride. *Biol. plantarum*, **4**, 126-130.
- MAC LACHLAN (G.A.), et PORTER (H.K.), 1961. — Metabolism of glucose carbon atoms by tobacco leaf disks. *Biochim. Biophys. Acta, Pays-Bas*, **46**, 244-258.
- MAQUENNE (L.) et DEMOUSSY (E.), 1913. — *Nouvelles recherches sur les échanges gazeux des plantes vertes avec l'atmosphère*. Paris, Gauthier-Villars, p. 25.
- MAZELIS (M.) et VENNESLAND (B.), 1957. — Carbon dioxide fixation into oxalacetate in higher plants. *Plant Physiol., USA*, **32**, 591-600.
- MCREADY (R.M.) et al., 1950. — Determination of starch and amylose in vegetables. Application to peas. *Anal. Chem., USA*, **22**, 1156-58.
- MICHAEL (G.), 1935. — Ueber die Beziehungen zwischen Chlorophyll und Eiweissabbau im vergilbenden Laubblatt von *Tropaeolum*. *Z. Bot. Dtsch.*, **29**, 385-425.
- MILLER (E.E.), SHADOLD (C.A.) et HOLM (L.H.), 1956. — Use of an optical planimeter for measuring leaf area. *Plant Physiol., USA*, **31** (6), 484-486.
- MONTFORT (C.) et HAHN (H.), 1950. — Atmung und Assimilation als dynamische Kennzeichen abgestufter Trockenresistenz bei Farnen und höheren Pflanzen. *Planta, Allem.*, **38**, 503-515.
- MORRIS (D.L.), 1948. — Quantitative determination of carbohydrates with Dreywood's authrone reagent. *Science, USA*, **107**, 254-255.
- MOYSE (A.), 1950 a. — Les oxydations respiratoires et la respiration des plantes. *Ann. Sci. nat., Bot. Biol. vég., Fr.*, 11^e S., **11**, 29-52.
- MOYSE (A.), 1950 b. — *Respiration et métabolisme azoté*. Hermann et Co, Paris, 210 pp.
- * MURATA (Y.) et IYAMA (J.), 1960. — (Variations journalières de la photosynthèse de 8 cultures d'été au champ). *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan*, **29** (1), 151-154.
- MUSAEVA (L.D.), 1957. — (Influence de l'insuffisance d'eau sur le processus respiratoire à différentes périodes du développement de l'Orge). *Fiziol. Rasten., SSSR*, **4**, 234-242.
- MUSGRAVE (R.B.) et MOSS (D.N.), 1961. — A portable, closed system for determining net assimilation and respiration of corn. *Crop Sci.* **1** (1) 37-41.
- NELSON (N.), 1944. — A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. biol. Chem., USA*, **153**, 175-180.

- NIELSEN (J.-P.), 1943. — Rapid determination of starch. *Industr. Engng. Chem., USA, Anal. Ed.*, **15** (3), 176-179.
- NIEMAN (R.H.), 1962. — Some effects of sodium chloride on growth, photosynthesis and respiration of twelve crop plants. *Bot. Gaz., USA*, **123**, 279-285.
- * OKANENKO (A.S.) et POCHINOK (Kh. N.), 1959. — (Influence du régime hydrique sur l'intensité de la photosynthèse). *Nauch. Trudy Ukrain. nauch. issledovatel. Inst. Fiziol. Rast.*, **16**, 7-20.
- ORCHARD (B.), 1961. — An automatic device for measuring leaf area. *J. exper. Bot. GB*, **12**, 458-464.
- PALLADINE (W.), 1893. — Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. *Rev. gén. Bot., Fr.*, **5**, 449-473.
- * PANTELEEV (A.N.), 1960. — (Rôle des protéines comme matériel respiratoire dans les feuilles des légumes). *Vestnik Leningr. Univ.*, **3**, 14-22, 1960 ; *Referat. Zhur. Biol.*, 1961, 2G16.
- PAQUIN (R.) et COULOMBE (L.J.), 1959. — A simple method for measuring the area of leaves of potted plants. *Canad. J. Bot.*, **37** (1), 167.
- PARKER (J.), 1952. — Dessiccation in conifer leaves : anatomical changes and determination of the lethal level. *Bot. Gaz., USA*, **114**, 189-198.
- PARKER (J.), 1954. — Differences in survival of excised ponderosa pine leaves of various ages. *Plant Physiol., USA*, **29**, 486-487.
- PENOT (M.), 1960. — Rétention de l'amidon au niveau des feuilles jeunes. *Bull. soc. fr. Physiol. vég.*, **6**, 100-101.
- PETINOV (N.S.), 1954. — (Questions sur l'augmentation du rendement des plantes en agriculture irriguée). *Izvest. Akad. Nauk SSSR, Ser. Biol.*, **5**, 3-24.
- PETINOV (N.S.) et MALYSHEVA (K.M.), 1960. — (Effet de la sécheresse sur l'efficacité de la respiration des feuilles de maïs). *Fiziol. Rasten., SSSR*, **7**, 553-557.
- * POCHINOK (Kh. N.), 1959. — (Dispositif pour la détermination gazométrique de la photosynthèse dans les conditions naturelles.) *Nauch. Trudy Ukrain. nauch-issledovatel. Inst. Fiziol. Rast.*, **16**, 101-124.
- PORTER (H.K.) et MAY (L.H.), 1955. — Metabolism of radioactive sugar by tobacco leaf disks. *J. exper. Bot., GB*, **6**, 43-63.
- PORTER (H.K.), MARTIN (R.V.) et BIRD (I.F.), 1959. — Synthesis and dissolution of starch labelled with C¹⁴ in tobacco leaf tissue. *J. exper. Bot., GB*, **10** (29), 264-276.
- PUCHER (G.W.), LEAVENWORTH (C.S.) et VICKERY (H.B.), 1948. — Determination of starch in plant tissues. *Anal. Chem., USA*, **20**, 850-853.
- RABINOWITCH (E.I.), 1945. — *Photosynthesis and related processes*. New-York Interscience Publishers Inc., vol. I, chap. 19.
- RAKITIN (Yu. V.) et IMAMALIEV (A.), 1959. — (Modifications physiologiques provoquées chez les arbres fruitiers par la défoliation chimique). *Fiziol. Rast. SSSR*, **6**, 197-201.
- RANSON (R.-L.) et THOMAS (M.), 1960. — Crassulacean acid metabolism. *Annu. Rev. Plant Physiol., USA*, **11**, 81-110.

- RICHARDS (F.J.), 1938. — The relation of respiration rate to the carbohydrate and nitrogen metabolism of the barley leaf as determined by Phosphorus and Potassium supply. *Ann. Bot. GB.*, NS., **2** (6), 491-534.
- RIED (A.), 1953. — Photosynthese und Atmung bei xerostabilen und xerolabilen Küstenflechten in der Nachwirkung vorausgegangener Entsquellungen. *Planta, Allem.*, **41**, 436-438.
- * ROMASHKO (Ya. D.), 1960. — (Deux nouveaux types de chambres pour l'étude de la photosynthèse de feuilles non séparées de la plante). *Ukrain. bot. Zh.* **17** (6), 50-53.
- ROSS (C.W.), WIEBE (H.H.) et MILLER (G.W.), 1962. — Effect of fluoride on glucose catabolism in plant leaves. *Plant Physiol., USA*, **37**, 305-309.
- SCHNEIDER (G.N.) et CHILDERS (N.F.), 1941. — Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration and transpiration of apple leaves. *Plant Physiol., USA*, **16**, 565-583.
- SCOTT (E.G.), 1960. — Effect of supra-optimal boron levels on respiration and carbohydrate metabolism of *Helianthus annuus*. *Plant Physiol., USA*, **35**, 653-661.
- SEN (S.P.) et LEOPOLD (A.C.), 1956. — Influence of light and darkness upon carbon dioxide fixation. *Plant Physiol., USA.*, **31**, 323-329.
- SIU (P.M.L.), 1962. — Carbon dioxide fixation by phosphopyruvate carboxylase from spinach. *Biochim. Biophys. Acta, Pays-Bas*, **63**, 520-522.
- SKAZKIN (F.D.) et FEDEROVA (You. N.), 1961. — (Effet de l'humidité excessive du sol et de l'azote sur quelques processus physiologiques et sur la récolte de l'Orge, en relation avec son développement stadial). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, **139**, 1476-1479.
- SLATYER (R.O.), 1957. — The significance of the permanent wilting percentage in studies of plant and soil water relations. *Bot. Rev. USA*, **23**, 586-636.
- SLATYER (R.O.), 1962. — Modifications to the relative turgidity technique with notes on its significance as an index of the internal water status of leaves. *C.R. du Colloque International sur la méthodologie de l'Écophysiologie végétale*, Montpellier 1962 (à paraître).
- SOMOGYI (M.), 1952. — Notes on sugar determination. *J. biol. Chem., USA*, **195**, 19-23.
- SPENCER (R.), 1962. — A rapid method for estimating the leaf area of Cassava (*Manihot utilissima* Pohl) using linear measurements. *Tropic. Agric., Trinidad.*, **39**, 147-152.
- STILES (W.), 1960. — The composition of atmosphere (oxygen content of air, water, soil, intercellular spaces, diffusion, carbon dioxide and oxygen tension), in RUHLAND (W.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Springer Verlag, Berlin Göttingen Heidelberg, XII (2), 141.
- STOCKER (O.), 1961. — Les effets morphologiques et physiologiques du manque d'eau sur les plantes, in *Echanges hydriques des plantes en milieu aride ou semi-aride*, UNESCO, 69-113.
- STOCKER (O.) et VIEWEG (G.H.), 1960. — Die Darmstädter Apparatur zur Momentanmessung der Photosynthese unter ökologischen Bedingungen. *Ber. dtisch. bot. Gesellsch.*, **73**, 198-208.

- SUBBOTINA (N.V.), 1961. — Effect of wilting in carbohydrate conversion. *Fiziol. Rasten. (Transl.)*, **8**, 218-221.
- THIMAN (K.V.), LOOS (G.M.) et SAMUEL (E.W.), 1960. — Penetration of mannitol into potato disks. *Plant Physiol., USA*, **35**, 848-853.
- THODAY (D.) et RICHARDS (K.M.), 1944. — Acid metabolism and respiration in succulent Compositae. II. Respiration during starvation in *Kleinia radicans*. *Ann. Bot., GB, N.S.*, **8**, 189-104.
- ULRICH (R.), 1952. — *La vie des fruits*. Paris, Masson et Co, 193-194.
- ULRICH (R.) et MARCELLIN (P.), 1955. — Voies et modalités des échanges de gaz carbonique et d'oxygène des fruits avec l'atmosphère ambiante. *J. Rech. CNRS, Fr.*, **31**, 241-251.
- UPCHURCH (R.P.), PETERSON (M.L.) et HAGAN (R.M.), 1955. — Effect of soil moisture content on the rate of photosynthesis and respiration in ladino clover (*Trifolium repens* L.). *Plant Physiol., USA*, **30**, 297-303.
- VAADIA (Y.), RANEY (F.C.) et HAGAN (K.M.), 1961. — Plant water deficits and physiological processes. *Annu. Rev. Plant Physiol., USA*, **12**, 265-292.
- VAN OORSCHOT (J.L.P.) et BELKSMA (M.), 1961. — An assembly for the continuous recording of CO₂ exchange and transpiration of whole plants. *Weed Res.*, **1** (4), 245-257.
- VEIHMEYER (F.J.) et HENDRICKSON (A.H.), 1950. — Soil Moisture in relation to plant growth. *Annu. Rev. Plant Physiol., USA*, **1**, 285-304.
- VITTORIO (P.V.), KROTKOV (G.) et REED (G.B.), 1955. — Absorption and utilisation of C¹⁴ glucose by detached wheat leaves. *Canad. J. Bot.*, **33**, 275-280.
- WADLEIGH (C.H.) et AYERS (A.D.), 1945. — Growth and biochemical composition of bean plants as conditioned by soil moisture tension and salt concentration. *Plant Physiol., USA*, **20**, 106-132.
- WEATHERLEY (P.E.), 1950. — Studies in the water relations of the cotton plant. I. The field measurement of water deficit in leaves. *New Phytologist., GB*, **49**, 81-97.
- WEBSTER (G.C.) et FRENKEL (A.W.), 1953. — Some respiratory characteristics of the blue-green alga, *Anabaena*. *Plant Physiol., USA*, **28**, 63-69.
- WOOD (J.G.), CRUISHANK (D.H.) et KUCHEL (R.H.), 1943. — The metabolism of starving leaves. 1, 2 et 3. *Austr. J. exper. Biol. med. Sci.*, **21**, 37-53.
- WOOD (J.G.), MERCER (F.V.) et PEDLOW (C.), 1944. — The metabolism of starving leaves. 4. *Austr. J. exper. Biol. med. Sci.*, **22**, 37-43.
- WOODHAMS (D.H.) et KOZŁOWSKI (T.T.), 1954. — Effects of soil moisture stress on carbohydrate development and growth in plants. *Amer. J. Bot.*, **41**, 316-320.
- YEMM (E.W.), 1935. — The respiration of barley plants. II., Carbohydrate concentration, and carbon dioxide production in starving leaves. *Proc. r. Soc., Ser. B., GB*, **117**, 504-525.

- YEMM (E.W.), 1937. — Respiration of barley plants. III. Protein catabolism in starving leaves. *Proc. r. Soc., Ser. B., GB*, **123**, 243-273.
- ZELITCH (I.) et ZUCKER (M.), 1958. — Changes in oxidative enzyme activity during the curing of Connecticut shade tobacco. *Plant. Physiol., USA*, **33**, 151-155.
- ZHOLKEVICH (V.N.), 1955. — (Influence de l'irrigation sur le métabolisme du blé de printemps en rapport avec son rendement). *Fiziol. Rasten. SSSR*, **2**, 123-134.
- ZHOLKEVICH (V.N.), 1958. — (Sur la relation entre l'intensité respiratoire et la teneur en composés phosphorylés en cas de sécheresse). *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **121**, 1093-1096.
- ZHOLKEVICH (V.N.), 1962. — Energy balance of respiring plant tissues under various conditions of water supply. *Fiziol. Rasten.* (*transl.*), **8**, 323-330.
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

“ Acquisitions récentes sur l'amylogénèse et l'amylolyse
chez les plantes supérieures ”.

Vu et approuvé :

Paris, le 9 juin 1964

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE

